(Aus dem physiologischen Institut in Göttingen.)

Beiträge
zur
allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie.

Mit 1 Tafel und 1 Textfigur.

Weitere Erfahrungen
über die
Beziehungen des N. vagus zur Athmung und Verdauung.

Mit 2 Tafeln.

Von

Dr. H. Boruttau,
Assistenten und Privatdozenten.

Bonn, 1896.

Separ. Abdruck aus dem Archiv für die ges. Physiologie Bd. 65.

Verlag von Emil Strauss.

(Aus dem physiologischen Institut in Göttingen.)

Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie.

Von

Dr. **H. Boruttau**,
Assistenten und Privatdozenten.

Hierzu Tafel I und 1 Textfigur.

Erste Abhandlung.

Ueber das Verhältniss der Reizschwelle für die Muskelkontraktion zur Reizschwelle für die Aktionsströme des Nerven, resp. Muskels.

Für die Untersuchung der Beziehungen zwischen der Leitung der Erregung im Nerven und der Thätigkeit der Erfolgsorgane dürfte eine Frage ein gewisses Interesse beanspruchen, welche, soweit ich aus der Literatur habe ersehen können, bis jetzt noch keine ausführliche Bearbeitung gefunden hat: Wie verhält sich die geringste Reizstärke, welche zur Erzeugung des nach meinen Untersuchungen das Wesen des Leitungsvorganges ausmachenden elektrischen Prozesses im Nerven, in einer für die Wahrnehmung durch unsere empfindlichsten Messapparate genügenden Intensität, nothwendig ist, zur geringsten Reizstärke, bei welcher der physiologische Reizerfolg in dem natürlichen Erfolgsorgan eben zu erkennen ist (der sog. Reizschwelle)?

Für das hier zunächst in Frage kommende Nervmuskelpräparat vom Frosch findet sich in dieser Hinsicht aus älterer Zeit die Angabe von du Bois-Reymond[1]), dass, wenn man den Nerven mit Strömen von immerfort abnehmender Stärke tetanisire, zugleich mit der Muskelzusammenziehung auch die negative Stromes-

1) Untersuchungen über thierische Elektrizität II. S. 457.

schwankung des Nerven immer schwächer werde und schliesslich ganz verschwinde; doch sei von dieser oft noch eine leise Spur wahrnehmbar, wenn jene bereits gänzlich verstummt sei. In der elektrophysiologischen Literatur einer langen Reihe späterer Jahre habe ich über diesen Punkt keine Angaben gefunden (so auch nicht in der unter Fick's Leitung gefertigten Arbeit von J. J. Müller[1]), welche sich mit dem Verhältniss der Grösse der negativen Schwankung des Nerven zur Reizstärke beschäftigt), bis auf die allerneueste Zeit, da E. Steinach[2]) angiebt, bei allmählicher Steigerung des Reizes die Muskelkontraktion stets früher eintreten gesehen zu haben, als die negative Schwankung des Nerven. So habe er z. B. bei einem „Warmfrosch" die Muskelzusammenziehung schon bei 43 cm RA. seines Induktoriums eintreten gesehen, die negative Schwankung erst bei 27 cm; bei einem „Kaltfrosch", bei welchem nach seinen Erfahrungen die Bedingungen für die Beobachtung der negativen Schwankung günstigere seien, hätten sich als entsprechende Werthe 39 und 38 cm RA. ergeben.

Zwischen du Bois' und Steinach's Angaben besteht also ein direkter Widerspruch, welcher um so merkwürdiger erscheint, auf den ersten Blick wenigstens, als Steinach viel empfindlichere Beobachtungsmittel zur Verfügung hatte, als du Bois, dessen Angabe 35 Jahre älter ist. Denn jedenfalls ist zu erwarten, dass die Grenze für die Beobachtung des galvanischen Erregungsphänomens mit Erhöhung der Empfindlichkeit des Galvanometers hinausgeschoben werden kann, wenigstens so lange der physiologische Reizerfolg für unsere Augen noch ohne Weiteres wahrnehmbar ist.

Um jenen Widerspruch zu erklären, habe ich in letzter Zeit eine Reihe von Versuchen mit Fröschen von sehr verschiedenem Ernährungszustande und abweichenden Aufbewahrungsarten angestellt, deren Gesammtergebniss ich vorausschicke, als dahingehend, dass für das Verhältniss der Reizschwellen der Muskelkontraktion und des Nerven-Aktionsstromes wesentlich der Zustand des Erfolgsorgans — Muskel sowohl als motorischer Nervenendapparat — maassgebend ist.

Ich verwendete theils einfache Nervmuskelpräparate, bestehend

1) Untersuchungen aus dem Züricher physiol. Lab. II. 1. S. 69 ff. 1869.

2) Pflüger's Arch. LV. S. 488.

aus dem Unterschenkel mit darangelassenem Os femoris, dem N. ischiadicus und einem Stück Wirbelsäule mit daringelassenem Rückenmark; hier wurde erst die Reizschwelle für das Auftreten deutlicher Kontraktionen bei tetanisirender Reizung gesucht, dann der Nerv in der Kniekehle durchschnitten und mit Längsoberfläche und Querschnitt den ableitenden Elektroden angelegt; theils benutzte ich, wie Steinach, Doppelnerven, deren einer mit dem Muskel in Zusammenhang blieb, während der andere durchschnitten und abgeleitet wurde; das zweite Verfahren ermöglicht gleichzeitige Prüfung der beiden Reizerfolge (besonders bei Theilnahme zweier Beobachter an dem Versuch); es setzt aber genau gleiches Verhalten der beiderseitigen Nerven des Thieres voraus.

Beobachtet wurde die negative Schwankung vermittelst der Hermann'schen Spiegelbussole mit 40,800 Windungen; gereizt wurde durch die Wechselströme eines vertikal angeordneten, von 2 Grenets gespeisten Schlitteninduktoriums unter Anwendung der Helmholtz'schen Einrichtung. Da der Ausgleich des Unterschiedes in Stärke und Verlauf der Schliessungs- und Oeffnungsschläge hierbei bekanntlich kein vollständiger ist, so zeigt sich ein, wenn auch geringfügiger Unterschied der Schwellenwerthe je nach der Stellung eines im Reizkreise eingeschalteten Kommutators (in den Versuchen mit I und II unterschieden).

Bei Fröschen, welche bei gewöhnlicher Zimmertemperatur gehalten waren, beobachtete ich nun thatsächlich nicht selten das Verhalten, wie es Steinach angiebt, wenn auch nicht mit so weit auseinandergehenden Schwellenwerthen, wie in dessen oben angeführtem Beispiel.

So fand ich in einem Falle (einzelnes Nervmuskelpräparat):

den Tetanus beginnend für Wippenstellung		die negative Stromesschwankung des Nerven	
I	II	I	II
bei 350	355 mm RA.	bei 340	343 mm RA.

Dieses Ergebniss hatte ich stets bei besonders reizbaren, von sehr gesunden, wohlgenährten und lebhaften Fröschen stammenden Präparaten, welche ausserdem möglichst schnell hergerichtet und zum Versuch verwendet wurden.

Liess ich die Präparate etwas länger liegen oder verwendete ich weniger kräftige und lebhafte Thiere, so erhielt ich ausnahms-

los die negative Schwankung früher, als die ersten Andeutungen der Muskelzusammenziehung. So trat in einem Falle ein:

der Tetanus		die negative Schwankung	
I	II	I	II
bei 335	340 mm	bei 355	358 mm RA.

In einem anderen Falle (Doppelnerv):

Tetanus		negative Schwankung	
l	II	I	II
bei 270	300 mm	bei 300	320 mm RA

Liess ich die Präparate von kräftigen Thieren, welche sonst einen kleineren Schwellenwerth für die Muskelzuckung, als für die negative Schwankung gaben, vor der Verwendung eine Zeit lang liegen, so ergab sich, wie gesagt, das an zweiter Stelle genannte Resultat, indem der Schwellenwerth für die Muskelzuckung nunmehr über denjenigen für die negative Schwankung gestiegen war. Dies weist direkt darauf hin, dass es sich um ein rasches Absinken der Anspruchsfähigkeit der Erfolgsorgane und zwar zunächst vielleicht der Endapparate, bald aber auch des Muskels handelt; ich glaube im unmittelbaren Anschluss hieran die Erfahrung erwähnen zu sollen, welche u. a. Edes[1]) mittheilt welcher bei stundenlangem ununterbrochenen Tetanisiren des Nerven an dem Kapillarelektrometer den Aktionsstrom desselben immer und immer noch beobachten konnte, während der Muskel bald ermüdete und keinerlei Anzeichen von Thätigkeit mehr gab. Auch die Erfahrungen über das Curare (v. Bezold) gehören hierher, indem bei Einwirkung dieses Giftes die negative Schwankung am Nerven noch lange zu beobachten ist, auch direkte Reizbarkeit des Muskels noch fortbesteht, aber der physiologische Erfolg der Nervenreizung ausbleibt, was bei Mitberücksichtigung von v. Kölliker's Unterbindungsversuch u. s. w. sich nicht anders erklären lässt, als dadurch, dass das Gift die zwischen Nerv und Muskel vermittelnden Endapparate funktionsunfähig gemacht hat. Endlich muss noch an die von Andern gemachten und von mir[2]) bestätigten und weiter ausgedehnten Beobachtungen erinnert werden über die negative Schwankung an den Nerven von längere Zeit

1) Journ. of physiol. XIII. S. 431 ff.

2) Pflüger's Arch. LVIII. S. 29 ff.

aufbewahrten, längst abgestorben scheinenden Kalt- wie Warmblüterpräparaten, um es zweifellos erscheinen zu lassen, dass das Ansteigen der Reizschwelle für den physiologischen Erfolg der Nervenreizung über den Schwellenwerth für die negative Schwankung nur auf geminderter Ansprachsfähigkeit der ja durch besondere Zartheit und Hinfälligkeit sich auszeichnenden Erfolgsapparate zurückzuführen ist.

Als ein Mittel nun zur Steigerung dieser Ansprachsfähigkeit erweist sich die Aufbewahrung der Frösche bei niedriger Temperatur. So konnte ich bei wenig kräftigen, vorher nicht sehr reizbaren Fröschen (zur zweiten oben erwähnten Gruppe gehörig) durch einige Tage währende Aufbewahrung im Eisschrank Resultate erzielen, wie z. B.:

Tetanus		negative Schwankung	
I	II	I	II
bei 410	418 mm RA.	bei 280	300 mm RA.

Bei von vornherein kräftigen Thieren, welche, der Empfehlung Hering's und den neuerdings von Steinach[1]) ausführlich gegebenen Vorschriften entsprechend als „Kaltfrösche“ längere Zeit aufbewahrt wurden, erhielt ich für die negative Schwankung auch noch bedeutend niedrigere Werthe der Reizschwelle, immer aber noch niedrigere für die Muskelkontraktion; z. B. (Doppelnerv):

Tetanus		negative Schwankung	
I	II	I	II
bei 420	430 mm RA.	bei 375	385 mm RA.

Der Unterschied der Schwellenwerthe wird sofort geringer, wenn man die zuvor kalt gehaltenen Frösche vor der Präparation längere Zeit im Zimmer lässt, z. B. (Doppelnerv von Frosch aus dem gleichen Gefäss wie voriges Beispiel, aber $1/2$ Std. im Zimmer):

Tetanus		negative Schwankung	
I	II	I	II
bei 375	405 mm RA.	bei 350	370 mm.

(Differenz 25, oben 35 mm).

Waren es schwächliche Frösche, welche man abgekühlt und wieder erwärmt hat, so steigt der Schwellenwerth der Muskelkontraktion auch bald über denjenigen für die negative Schwankung.

1) Ibid. LXIII. S. 497 ff.

Das zuletzt besprochene Verhalten, die Herabdrückbarkeit des Schwellenwerthes für die Muskelzuckung unter denjenigen für den (für unsere Instrumente noch sichtbaren) Aktionsstrom, scheint mir übrigens sehr gegen die von von Frey und Steinach[1]) gemachte Annahme zu sprechen, dass die grosse Empfindlichkeit der Kaltfrösche wesentlich auf einer Veränderung des Zustandes der Nervenfasern beruhe; vielmehr spricht es dafür, dass vor allem die Anspruchsfähigkeit der Erfolgsorgane gesteigert ist, indem sie sich der Verlangsamung und Erniedrigung der Negativitätswelle der Nervenfaser anpassen, welche durch die Kälte hervorgerufen wird, wie in der nächsten Abhandlung genauer besprochen werden wird.

Dass die Reizstärke für die Muskelzuckung überhaupt geringer sein kann, als für das Auftreten einer durch die Hermann'sche Bussole beobachtbaren negativen Schwankung des Nervenstromes, beweist übrigens, dass unsere aperiodischen Galvanometer wenigstens immer noch, als gewissermaassen künstliche Erfolgsorgane, weniger empfindlich sind, als ein ganz frisches, geeignetes, natürliches Erfolgsorgan; es wäre möglich, dass die in England auch für elektrophysiologische Zwecke viel verwendeten, aber für manche Versuche ungeeigneten Thomson-Galvanometer in der in Rede stehenden Hinsicht mehr leisteten. In der That fand neuestens Waller[2]) die Reizschwelle für die negative Schwankung wieder niedriger, als diejenige für die Muskelzuckung, indem er die Ausschläge des Thomson-Galvanometers photographisch registrirte; doch enthält seine Angabe über den Zustand der Frösche u. s. w. nichts Genaueres.

Ganz anders, als das bisher betrachtete gestaltet sich das Verhältniss der Schwellenwerthe für die Muskelkontraktion und die Aktionsströme des Muskels. In einer Reihe von hierüber angestellten Versuchen, sowohl am indirekt gereizten Gastroknemius, als am curarisirten, am einen Ende direkt gereizten Sartorius fand ich diese Schwellenwerthe genau oder fast genau zusammenfallend, z.B.:

---

1) v. Frey, du Bois' Arch. 1883; cit. bei Steinach, a. a. O.

2) Journal of physiol. XVIII, proceed. physiol. soc., p. 38 ff.

Gastroknemius mit Nerv, therm. Querschnitt, Seilelektroden:

Tetanus		negative Schwankung des Muskelstromes	
I	II	I	II
bei 265	275 mm RA.	bei 265	275 mm RA.

Sartorius, curarisirt, direkt gereizt:

Tetanus		negative Schwankung	
I	II	II	II
bei 113	118 mm RA.	113	118 mm RA.

Unbeschadet der Beobachtungen von Tissot[1]), welcher an wärmestarren oder abgestorbenen Präparaten noch negative Schwankung ohne Muskelzuckung gesehen haben will, unbeschadet der Erfahrungen über ermüdete, gedehnte Muskeln (Schenck) u. s. w., muss gesagt werden, dass für die Trennung des Leitungsvorganges als eines Prozesses vorwiegend oder ausschliesslich elektrischer Natur von dem eigentlichen Kontraktionsvorgang die vergleichende Reizschwellenuntersuchung keine Handhabe bietet.

Zweite Abhandlung.

Ueber die Wirkung der Kälte auf die Nervenleitung.

(Nach gemeinschaftlich mit den Herren Th. **Fricke** und **O. Weiss** angestellten Versuchen.)

Diejenige Wirkung der Abkühlung auf die Funktion peripherischer Nerven, welche zuerst aufgefunden wurde, ist die Verlangsamung der Leitung, welche, wie bekannt, Helmholtz[2]) als erster am motorischen Froschnerven mit Hülfe der myographischen Methode beobachtet hat. Diese Verminderung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit durch Kälte wurde später mehrfach auch für den sensibeln Nerven des Menschen bestätigt[3]).

Bei Gelegenheit von Versuchen über die Wirkung hoher und

---

1) Archives de physiol. (5) VI. S. 142 ff. T. giebt auch an, den Aktionsstrom bei schwächeren Reizen gesehen zu haben, als die Muskelkontraktion; meine Erfahrungen bestätigen dies, wie man sieht, nicht.

2) Monatsber. d. Berliner Akad. 1867. S. 228.

3) Helmholtz u. Baxt, ibid. 1870. S. 184. Oehl, Arch. ital. de biol. XXI. S. 409.

niederer Temperaturen als Nervenreiz beobachtete Grützner[1]), dass bereits relativ geringe Herabsetzung der Temperatur an einer Stelle im Verlauf eines Nerven das Eintreten des physiologischen Erfolgs eines jenseits der Abkühlungsstelle angebrachten Reizes vollständig aufheben kann. Für den peripherischen Stumpf des N. ischiadicus beim Hunde genügt nach seiner Angabe die Abkühlung auf + 10 °, um die motorische Reaktion bei Reizung mit mittelstarken Induktionsströmen aufzuheben, während bei Abkühlung einer Stelle der Zwischenstrecke auf + 1 ° oder 2 ° auch mit den stärksten Strömen keine Muskelaktion mehr zu erhalten ist. Bei der Wiedererwärmung sah er den Reizerfolg bald wieder eintreten, auch wenn der Nerv stark abgekühlt, ja gefroren gewesen war; dasselbe hatte bereits früher Richardson[2]) gefunden. Diese zeitweise Unterbrechung der Leitung hat bald darauf Gad[3]) benutzt, um bei Gelegenheit seiner Untersuchung über die Regulirung der Athmung die „reizlose Ausschaltung“ der Vagi auszuführen, da, wie schon anderweit bekannt, es sich zeigte, dass die Kälte, im Gegensatz zum Schnitt und dessen Folgen nicht als Reiz auf die centripetalen Vagusfasern wirkt. Diese Methode ist am N. vagus seitdem oft angewendet worden, auch gelegentlich durch Marckwald[4]) auf den motorischen N. phrenicus ausgedehnt worden.

Vergleichende Untersuchungen über die bei funktionell verschiedenen Nerven zur Aufhebung des Reizerfolgs nothwendigen Temperaturen hat neuerdings Howell zusammen mit Budgett und Leonard[5]) veröffentlicht. Diese fanden, dass für die Aufhebung des Reizerfolgs funktionell verschiedener Nervenfasern desselben Thieres, sowie einander entsprechender Nervenfasern verschiedener — warmblütiger — Thiere verschieden niedrige Temperaturen nothwendig sind, und zeigten, dass diese Thatsache zur methodischen Analyse der Zusammensetzung gemischter Nervenstämme sich anwenden lasse, indem z. B. bei fortschreitender Ab-

1) Pflüger's Arch. XVII. S. 215 ff.

2) Med. Times 1867. I. p. 489, 517, 545; II. p. 57; cit. nach Hermann's Handb. II. 1. S. 92.

3) Du Bois' Arch. 1880. S. 1 ff.

4) Ztschr. f. Biologie XXIII. S. 168.

5) Journal of physiol. XVI. S. 298 ff.

kühlung auf peripherische Ischiadicusreizung die Wirkung der Vasokonstriktoren zuerst verschwindet und diejenige der Vasodilatatoren allein hervortritt, indem in analoger Weise centripetalleitende Fasern, welche reflektorisch Gefässverengerung bewirken, sich von solchen trennen lassen, welche reflektorisch Gefässerweiterung veranlassen u. s. w. Ebenso soll nach Howell bei der Wiedererwärmung der Reizerfolg, welcher zuletzt verschwand, zuerst wieder auftreten, und der früher bereits ausgebliebene erst später sich zeigen.

Nachdem mehrfache Versuche mir die allgemeine Gültigkeit dieser übrigens bereits aus der Vergleichung der beschränkteren Zahl älterer Versuche Grützner's und Marckwald's ersichtlichen Thatsache ergeben hatten, drängte sich mir die Frage auf, ob die Begründung derselben darin zu suchen sei, dass eine wirklich vollständige Unterbrechung der Leitung in funktionell verschiedenen Nervenfasern bei verschieden niedriger Temperatur eintrete, oder ob die verschiedenartigen Erfolgsorgane auf eine in gleicher Weise bei allen Nervenfasern verlaufende Veränderung des Leitungsvorgangs bei verschiedenem Grade derselben den Erfolg versagen. Da wir nach allen bisher gefundenen Thatsachen das Wesen der Nervenleitung in der wellenartigen Fortpflanzung eines elektrischen (elektrochemischen) Prozesses auf Grund der physikalisch-chemischen Beschaffenheit der Nervenfaser als Kernleiter zu suchen haben, so musste unsere nächste Aufgabe darin bestehen, gleichzeitig mit dem physiologischen Erfolge auch die galvanischen Erregungsphänomene mit unseren „künstlichen Erfolgsorganen" — Strom- resp. Spannungszeigern — an funktionell verschiedenen Nerven zu beobachten, während zwischen Reizstelle und Erfolgsorgan die Temperatur allmählich herabgesetzt wurde. Nachdem frühere Versuche an zu abgestorbenen Präparaten gehörigen, oberflächlich ausgetrockneten und wieder angefeuchteten Nerven, ferner die in der vorigen Abhandlung mitgetheilten Untersuchungen über das Verhältniss der Reizschwelle der Muskelzuckung zu derjenigen des Aktionsstroms gezeigt hatten, dass thatsächlich die galvanischen Erregungsphänomene, wenn auch geschwächt, beobachtet werden können in Fällen, wo das natürliche Erfolgsorgan seinen Dienst versagt, — war zu erwarten, dass die

Aktionsströme des Nerven bis zu tieferen Kältegraden herab mittels der empfindlichen Bussole noch würden zu erkennen sein, als dem Aufhören des physiologischen Reizerfolgs entsprach. Diese Erwartung hat sich, wie ich hier vorausschicken will, vollkommen bestätigt, indem Spuren der negativen Schwankung des zwischen Längsoberfläche und Querschnitt abgeleiteten Demarkationsstroms mehr oder weniger deutlich bei allen Nerven erhalten wurden, so lange die Abkühlung der Zwischenstrecke nicht zu einer vorübergehenden oder dauernden Strukturänderung durch Gefrieren geführt hatte, unabhängig davon, bei welcher Temperatur der physiologische Reizerfolg ausgeblieben war; diese ist für funktionell verschiedene Nerven, sowie für die analogen Nerven verschiedener Thierarten in der That oft sehr verschieden, wie unsere Versuche uns fortdauernd zeigten. Dieselben haben wir am Frosche sowohl als an den Warmblütern: Hund, Katze und Kaninchen angestellt, in der Auswahl der Nerven uns aber auf Untersuchung der motorischen und sensibeln Fasern des N. ischiadicus und der Athmungs- und Herzfasern des N. vagus beschränkt, da es nicht in unserer Absicht lag, das Verhalten möglichst vieler Arten von Nervenfasern (oder richtiger gesagt, ihrer Erfolgsorgane) als solcher, z. B. Gefäss-Schweissnerven u. s. w. zu untersuchen. Zur Abkühlung einer, zwischen Reizstelle und Erfolgsorgan, resp. abgeleiteten Strecke liegenden Nervenstelle dienten uns im allgemeinen den von Grützner verwendeten ähnliche sorgfältig überfirnisste Messingblechgefässe, theils in Kästchenform, mit einer tiefen Rinne in der Oberwand zur Aufnahme des Nerven versehen, theils in Hakenform, derart, dass der innen hohle Haken den Nerven umfasste. Durch diese Kühlgefässe wurde meistens verdünnter Alkohol aus einem mit Kältemischung umgebenen Gefässe geleitet, öfters nach vorheriger Mischung mit einem anderen Behälter entströmendem lauwarmen Wasser, welche in einem zwischengeschalteten, mit einem feinen Geissler'schen Thermometer versehenen Mischgefässe erfolgte. Durch fein verstellbare Klemmschrauben an den Schläuchen war eine genaue Regulirung der Temperatur sowohl durch Aenderung des Mischungsverhältnisses, als auch durch Aenderung der Strömungsgeschwindigkeit ermöglicht.

Zur Reizung benutzten wir die Induktionsströme eines

Schlitteninduktoriums, deren Stärke wir so abstuften, dass unter normalen Bedingungen maximale Erfolge erhalten wurden, ohne dass Täuschung durch Stromschleifen oder unipolare Abgleichung zu befürchten war; eine weitere Verstärkung nahmen wir im Laufe des Abkühlungsversuchs in der Regel nicht vor, um diese Fehlerquellen ganz auszuschalten. Die Zuführung dieser Ströme, ebenso wie die Ableitung zur Hermann'schen Bussole erfolgte durch d'Arsonval'sche Chlorsilberelektroden, bei sorgfältigster Isolirung von Unterlage und Umgebung.

Die Versuche an dem motorischen Nerven des Frosches — N. ischiadicus mit daranhängendem Unterschenkel — ergaben, dass zum Ausbleiben der Muskelreaktion sehr starke Abkühlung der Zwischenstrecke nothwendig ist. Erst in der Nähe des Gefrierpunktes wird der vorher vollkommene und kräftige Tetanus diskontinuirlich; dann erfolgt nur noch eine „Anfangszuckung", und endlich, wenn das in die Kühlflüssigkeit tauchende Thermometer auf 0 ° zeigte — wobei der Nerv aber noch nicht gefroren war —, blieb auch diese aus. Wurde jetzt rasch der Nerv in der Kniekehle durchschnitten und mit Längsoberfläche und Querschnitt den Elektroden angelegt, so war bei jedem Tetanisiren, zwar schwach, doch deutlich, die negative Stromesschwankung zu erkennen; sie vergrösserte sich bedeutend, wenn die Zwischenstrecke wieder erwärmt wurde; hatte man nicht durchschnitten, so traten in diesem Falle nacheinander wieder Anfangszuckung, unvollkommener und vollkommener Tetanus ein.

Wurde bis zu mehreren Graden unter Null abgekühlt, so dass der Nerv schliesslich fest fror, so blieb auch die negative Schwankung aus; doch konnte, ebenso wie in den länger bekannten Erfahrungen am Warmblüternerven, auch in diesem Falle nach langsamem Wiederaufthauen und Erwärmen der galvanometrische Erfolg sowohl als auch der physiologische wiederkehren; indessen kann er bei nicht genügend vorsichtiger Behandlung des Nerven auch dauernd ausbleiben, indem dieser in gefrorenem Zustande offenbar gegen mechanische Insulte, wie Knickung und Zerrung, besonders empfindlich ist und diese offenbar eine dauernde Unterbrechung der Kontinuität der Nervenfasern erzeugen.

Diese Empfindlichkeit ist übrigens bei den Nerven verschiedener Thierarten verschieden gross, ebenso wie die Temperatur

des Nerven, bei welcher die Erfolgsorgane ihre Antwort versagen, eine verschiedene ist.

Dies zeigen die nunmehr mitzutheilenden Versuche an Warmblüternerven, welche zunächst den N. ischiadicus der Katze betrafen. Durch seine hohe Theilung in die beiden Aeste — Peroneus und Tibialis — erwies sich derselbe ganz besonders geeignet zum Vergleiche des Verhaltens der motorischen und sensibeln Reaktion, indem der eine Ast möglichst weit central durchschnitten und sein peripherischer Stumpf zur Prüfung der Muskelaktion, der andere möglichst weit peripherisch durchschnitten und sein centraler Stumpf zur Prüfung der Reflexbewegungen benutzt wurde. Die Temperatur der Zwischenstrecke, bei welcher in dem ersteren Falle der vorher maximale Tetanus der Pfote ganz ausblieb, betrug stets + 7⁰; die Temperatur für das Ausbleiben jeglicher Reflexäusserung bei Reizung des centralen Stumpfes lag etwas höher, bei 8—9⁰. In einem entsprechenden, am Kaninchen angestellten Versuche lagen beide Temperaturwerthe um 1⁰ höher. Wurde der Nerv auf der nach dem Erfolgsorgan zu gelegenen Seite des Kühlgefässes durchschnitten und mit Längsoberfläche und Querschnitt zur Bussole abgeleitet, so zeigten sich deutliche Spuren der negativen Stromesschwankung bis herab zum Gefrierpunkt. Dauernde Schädigung durch starke Abkühlung, welche zur Nichtwiederkehr des Reizerfolges führte, sahen wir bei der Katze viel häufiger, als bei jedem anderen Thiere, besonders auch in den nunmehr zu besprechenden Versuchen am N. vagus.

Zur Prüfung der Aufhebung der herzhemmenden Wirkung der peripherischen Vagusreizung durch die Abkühlung registrirten wir den Blutdruck der Art. carotis oder femoralis mit dem Gad'schen Manometer. Bei fortschreitender Abkühlung der Zwischenstelle sahen wir nun bald statt des Herzstillstandes und Abfalls des Blutdrucks auf die Nulllinie nur noch eine geringe Blutdrucksenkung und Pulsverlangsamung als Reizerfolg, welche schliesslich ebenfalls ausblieb; dies letztere erreichten wir beim Kaninchen durch Abkühlung auf + 10⁰ bis 15⁰, beim Hunde auf + 9⁰; bei der Katze, bei welcher der Reizerfolg von vornherein meist nicht in vollständigem Herzstillstand besteht, merkwürdiger Weise erst bei + 5⁰ bis 7⁰. Bei der Wiedererwärmung trat der Reizerfolg stets wieder wie vor der

Abkühlung ein, doch bei einer höheren Temperaturangabe des Thermometers erst beginnend, als diejenige, bei welcher er ausgeblieben war, z. B. beim Kaninchen bei +18 °. Beispiele für die Kältewirkung auf den Herzvagus geben wir auf Tafel I wo Fig. 1 sich auf den Hund und Fig. 2 auf das Kaninchen bezieht.

Dass zur Ausschaltung des Einflusses, welchen die centripetalen Vagusfasern auf die Regulirung der normalen Athmung besitzen, Festfrierenlassen desselben nicht nöthig ist, habe ich bereits an auderer Stelle betont[1]). Die Temperatur, welche zum Ausbleiben des Erfolgs künstlicher Reizung des centripetalen Vagusstumpfes für die Athmung nothwendig ist, untersuchten wir gleichfalls an Hund, Katze und Kaninchen, unter Anwendung der Knoll'schen pneumatographischen Vorrichtung resp. des Gad'schen Athemvolumschreibers.

Beim Hunde sahen wir den inspiratorisch-beschleunigenden Erfolg mässiger Induktionsreizung bei +7 ° noch deutlich auftreten, bei + 3 ° vollständig ausbleiben. Besonderes Interesse boten Versuche, in denen wir bei Kaninchen und Katzen einerseits Induktionsströme, welche am Anfang rein inspiratorisch wirkten, andererseits den aufsteigenden konstanten Strom applizirten, welcher nach den von mir und neuerdings von Lewandowsky[2]) bestätigten Beobachtungen von Grützner nnd Langendorff das sicherste Mittel ist, um rein exspiratorische Wirkungen zu erhalten. Diese blieben stets bis zu einer tieferen Temperatur der Zwischenstrecke herab bestehen — + 9 ° beim Kaninchen, + 4° bei der Katze — gegenüber der zum Ausbleiben der inspiratorischen Wirkungen nöthigen Abkühlung; was diese letzteren betrifft, so sahen wir bei der Reizung mit Wechselströmen sie meist, bei +13° bis 10° für das Kaninchen, bei +7° bis 5° für die Katze allmählich zurücktreten und schwach exspiratorischen Wirkungen Platz machen, welche dann bei den oben erwähnten tieferen Temperaturen ebenfalls verschwanden. Beispiel in Fig. 3. Dasselbe scheint auch Howell gesehen zu haben; er erklärte es durch die früher allgemein angenommene Existenz besonderer inspiratorisch und exspiratorisch wirkender Fasern im Vagus,

1) Pflüger's Arch. LXI. S. 55.
2) Du Bois' Arch. 1896. S. 195 ff.

welche gegen Abkühlung verschieden resistent sein sollen. Nachdem wir früher bereits zu dem Schlusse gelangt sind, dass nur eine Art centripetaler, auf die Athmung wirkender Fasern im Vagus vorhanden ist, und dass die Verschiedenheit des Erfolges auf die Art der Einwirkung einerseits, auf die Art und den Zustand des Thieres andererseits zu beziehen ist, erklärt sich die oben beschriebene Erscheinung bei der Abkühlung wohl einfach dadurch, dass die elektrotonische „Dauerwirkung" des konstanten Stroms, auf welche wir die exspiratorische (athemhemmende) Wirkung zurückführten, und welche bei den Wechselströmen auch stets vorhanden ist, aber meistens durch die von jenen erzeugten inspiratorisch wirkenden „Reizwellen" überwogen wird, erst bei stärkerer Abkühlung der Zwischenstrecke, als sie zu deren Aufhebung nothwendig ist, so geschwächt wird, dass sie nicht mehr auf das Centralorgan wirkt.

Was nun die Untersuchung der negativen Stromesschwankung am gereizten N. vagus der in Rede stehenden Warmblüter betrifft, so ergab sich auch hier wieder Fortbestehen derselben, wenn auch in geschwächtem Maasse, bei einer Abkühlung der Zwischenstrecke weit unter die zur Aufhebung der verschiedenartigen physiologischen Reizerfolge nothwendigen oben angegebenen Temperaturen.

Die Schwächung des in Gestalt des Aktionsstromes durch unsere „künstlichen Erfolgsorgane" wahrnehmbaren Nervenleitungsprozesses erscheint nun auch als nächstliegende Ursache für das Versagen des natürlichen Erfolgs bei Temperaturen, welche höher sind, als zur völligen Aufhebung des Leitungsvorganges nöthig ist (wozu Frieren des Nerven offenbar die Bedingung bildet); und der Grad dieser das Versagen bedingenden Schwächung dürfte eben ein verschiedener sein müssen, je nach der Art des Erfolgsorgans.

Die Temperaturerniedrigung erzeugt indessen zwei weitere Veränderungen des mit dem Leitungsprozesse zu identifizirenden elektrischen Prozesses im Nerven, wie durch die Rheotomversuche von Hermann[1]) nachgewiesen ist: nämlich eine der von Helmholtz auf myographischem Wege nachgewiesenen Leitungs-

1) Pflüger's Arch. XVIII. S. 574 ff.; XXIV. S. 251 ff.

Verlangsamung entsprechende Verminderung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Negativitätswelle, und zugleich eine Vergrösserung ihrer Wellenlänge, entsprechend einem verlangsamten Ablauf des Prozesses an jedem einzelnen Punkte. Da nun dieser Vorgang mit einer Verminderung der Steilheit der Welle gleichbedeutend ist (selbst Nichteintreten einer Verminderung der Intensität des Prozesses, gleich der Amplitude der Welle, vorausgesetzt), und da wir zunächst du Bois-Reymond's „allgemeinem Erregungsgesetz" folgend anzunehmen haben, dass die Steilheit des im Nerven verlaufenden wellenförmigen elektrischen Prozesses die Hauptrolle für die Wirksamkeit auf das Erfolgsorgan spielt, so wäre zunächst zu bedenken, ob nicht etwa die durch die Kälte bedingte Abflachung der Negativitätswelle das Maassgebende für das Versagen des natürlichen Reizerfolgs sei. Diese Abflachung wäre mit einer Schwächung der Welle bei unverändertem zeitlichen Verlauf übrigens von selbst gegeben; andernfalls wäre es nöthig, dass der wellenförmige elektrische Vorgang im Nerven nach Passiren der abgekühlten Strecke die Veränderung seines zeitlichen Verlaufs, welche er in derselben erfahren hat, auch auf seinem weiteren Wege bis zum Erfolgsorgan beibehielte.

Schien nun früher die Angabe von Helmholtz hierfür zu sprechen, dass Abkühlung bloss des Nerven, soweit er ausserhalb des Muskels liegt, die Dauer der Muskelzuckung in ähnlicher Weise verlängere, wie Abkühlung des Muskels selbst, so konnte doch bereits Hermann[1]) diese Angabe nicht bestätigen, und es ist diese Vorstellung noch neuerdings widerlegt durch die sorgfältige Untersuchung, welche T. Verwej[2]) unter Leitung von v. Kries angestellt hat. Verwej fand jene Beobachtung von Helmholtz auf ungleicher Temperirung nebeneinander verlaufender Nervenfasern beruhend; wurde diese Fehlerquelle durch geeignete Versuchsanordnung vermieden, so zeigte sich kein Unterschied in dem zeitlichen Verlaufe der Muskelzuckung, gleichgiltig, ob die gereizte Stelle des Nerven oder die zwischen Reizstelle und Muskel befindliche Strecke warm oder kalt war. Dasselbe ergab sich auch für den direkt gereizten parallelfaserigen Muskel,

1) Handbuch I. 1. S. 39; II. 1. S. 23.

2) Du Bois' Arch. 1893. S. 504 ff.

an welchem die Reizstelle abgekühlt und die Kontraktion nur des normal temperirten Abschnittes registrirt wurde. Sprachen schon diese Ergebnisse dafür, dass „der zeitliche Verlauf der Erregung an irgend einer Stelle des erregbaren Organs nur durch die Temperatur eben dieser Stelle beeinflusst wird“, so wurde dies zur Gewissheit durch die Ergebnisse der von Verwej an streckenweise abgekühlten Nerven angestellten Rheotomversuche: Die Dauer des zwischen Längsoberfläche und Querschnitt zu beobachtenden einphasischen Aktionsstroms zeigte sich nur in dem Falle verlängert, in welchem die abgeleitete Strecke abgekühlt war, nicht aber, wenn die Reizstelle und ein Theil der Zwischenstrecke niedriger temperirt war. Deutlich war dagegen in beiden Fällen die Verminderung der Grösse der Bussolablenkungen, also die Verkleinerung der Amplitude der Welle. Da nun aber Verwej auf diesen Punkt nicht besonderes Gewicht gelegt hat und speziell in den Rheotomversuchen die Abkühlung der Zwischenstrecke, auf welche es für die Frage der Kältewirkung auf die Nervenleitung doch besonders ankommt, nicht von der Abkühlung der Reizstelle selbst gehörig unterschieden hat, so unternahmen wir selbst Rheotomversuche mit besonderer Berücksichtigung dieser beiden Punkte. Das Ergebniss einer Reihe solcher von mir zusammen mit Herrn Fricke unter subjektiver Ablesung mit Fernrohr und Skala angestellten Versuche ging denn auch mit voller Sicherheit dahin, dass zwar durch die Abkühlung der abgeleiteten Strecke der einphasische sowohl als der zweiphasische Aktionsstrom des Froschischiadicus in bekannter Weise in seinem zeitlichen Verlauf in die Länge gezogen wird, nicht aber bei Abkühlung des zwischen Reiz- und abgeleiteter Strecke gelegenen Nervenstücks; in beiden Fällen aber ist seine Grösse vermindert und in dem Fall der Abkühlung der Zwischenstrecke die für Zurücklegung derselben nöthige Zeit verlängert. Durch das Passiren einer abgekühlten Nervenstrecke wird also die das Wesen des Leitungsvorgangs ausmachende „Negativitätswelle“ 1) in ihrer Ankunft verspätet, 2) in ihrer Intensität (Amplitude) geschwächt, nicht aber in ihrem Verlaufe jenseits der Abkühlungsstrecke beinflusst. Auf

die Belegung dieser Ergebnisse durch Protokolle mit langen Reihen von Ablenkungsgrössen kann ich hier verzichten, nachdem die seither von mir mit Erfolg versuchte[1]) autographische Darstellung der Rheotomversuche am Nerven es mir ermöglicht hat, dieselben durch direkt gewonnene Kurven zu veranschaulichen. Es sind nur wenige derartige Versuche, welche ich mit Herrn Weiss zusammen unternommen habe, da dieselben durch die zu den früher bereits geschilderten technischen Schwierigkeiten hinzukommende Komplikation der Abkühlungsvorrichtung für die Ableitungs- resp. Zwischenstrecke, sowie durch ungünstige, hauptsächlich in der sommerlichen Jahreszeit begründete äussere Verhältnisse ungemein umständlich wurden und mehrfach missglückten. Immerhin zeigen die Figg. 4 und 5 auf den ersten Blick die Richtigkeit des oben Gesagten: 4a ist die Kurve des zeitlichen Verlaufs des normalen einphasischen Aktionsstroms; in 4b, wo die Zwischenstrecke abgekühlt war, erscheint er äusserst verspätet und geschwächt, aber von unverändertem Verlaufe; 5a und b betreffen den für die Erledigung der in Rede stehenden Frage wegen der komplizirenden Superposition der Phasen wohl weniger geeigneten zweiphasischen Aktionsstrom und lassen dasjenige, worauf es hier ankommt, wieder sofort hervortreten: in 5a ist die Ableitungsstrecke stark abgekühlt, die Zwischenstrecke normal, bei dem warmen Wetter geradezu hoch temperirt: dem entsprechend erscheint der Aktionsstrom sehr bald nach dem Reizmoment, dauert aber sehr lange; in 5b ist umgekehrt die Zwischenstrecke kalt und die abgeleitete Strecke warm: dementsprechend verspätet sich der Aktionsstrom stark (die ihm vorausgehende gleichsinnige Ablenkung kommt auf Rechnung von Stromschleifen wegen feuchten Beschlags des Kühlhakens), verläuft aber in der warmen Strecke um so schneller; die Amplitude ist in beiden Fällen die gleiche: ein dritter Versuch ohne jede Abkühlung, wo eine grössere Amplitude zu erwarten war, missglückte diesmal leider.

Die Deutung des in Rede stehenden Ergebnisses hat bereits Verwej in einfacher Weise dahin formulirt, „dass die Fähigkeit, sich auf Nachbartheile zu übertragen, in welcher die Leitung besteht, nur dem Anstoss zu den Thätigkeitserscheinungen, nicht aber diesen selbst in ihrer Dauer zukomme“. Diese Vorstellung fügt sich nun wohl ganz

1) Pflüger's Arch. LXIII. S. 158 ff.

ungezwungen der Erklärung des Nervenleitungsprozesses durch die Kernleitertheorie, als bestehend in der wellenförmigen Fortpflanzung eines elektrochemischen (polarisatorischen, elektrolytischen) Vorgangs, deren Theorie ich früher bereits in elementarer Weise gegeben habe[1]); denn man kann sich die Folge der streckenweisen Abkühlung des Nerven als Kernleiters im Sinne dieser Vorstellung doch wohl kaum anders denken, als dass zunächst in der abgekühlten Strecke die Intensität des Polarisationsvorganges verringert und die Geschwindigkeit seiner Entwicklung verkleinert, resp. die Dauer derselben verlängert wird; in dieser Beziehung verweise ich auf die Beobachtung, welche v. Gendre[2]) unter Hermann's Leitung gemacht hat, dass nämlich Abkühlung des Nerven (durch Eintauchen in kaltes Mandelöl) den Elektrotonus vermindert, und welche er bereits im Sinne der Kernleitertheorie des Elektrotonus auf Verminderung der Polarisationskonstante bezogen hat. Pflanzt sich aber nun der elektrochemische Vorgang wellenartig fort, so ist zu erwarten, dass er nach Austritt aus der abgekühlten Strecke im Warmen sich mit demjenigen zeitlichen Verlauf entwickelt und mit derjenigen Geschwindigkeit fortschreitet, welche der höheren Temperirung der Strecke entspricht, in welcher er sich nunmehr abspielt, während er dasjenige, was er im Kalten an Intensität verloren hat, im Warmen nicht wieder gewinnt, da jedes getrennte Elektrolytmolekül zur Trennung von nicht mehr als **einem** benachbarten die Ursache sein kann (s. die oben herangezogene frühere Abhandlung).

Entspricht also die als Grundlage der Wirkungen der Kälte auf die Nervenleitung erkannte Schwächung des Leitungsvorganges durchaus der Auffassung dieses letzteren im Sinne der Kernleitertheorie, so erhält diese noch eine weitere Stütze in der Beobachtbarkeit des Aktionsstroms in abnehmender Stärke bis herab zu denjenigen Temperaturen, welche durch Gefrieren elektrolytische Prozesse im Nerven offenbar unmöglich machen. Wir sahen nun, dass bei vorsichtiger Behandlung selbst in diesem Fall durch Wiederaufthauen eine Wiederherstellung der Nerven-

1) Pflüger's Arch. LXIII. S. 154 ff.

2) ibid. XXXIV. S. 422 ff.

leitung möglich ist; hierbei handelt es sich offenbar um die Bedingung, dass die Struktur als Kernleiter konservirt wird. Dieses Verhalten bildet also einen besonders klaren speziellen Fall der vielbesprochenen Beobachtung, dass „lebende Körper“, ja selbst hochstehende Organismen der Thierreihe, sehr niedrigen Temperaturen ausgesetzt gewesen, zur vollkommensten Lebensthätigkeit wieder können zurückgerufen werden: Pictet[1]), Kochs[2]); der letztgenannte Forscher sieht wohl mit Recht die Bedingung dieses Vorgangs darin, dass die Aenderungen des Aggregatzustandes flüssiger Bestandtheile in den Geweben: „Gefrieren“, im Sinne des Auskrystallisirens von Wasser, und besonders „Wiederaufthauen“ nicht mit der Plötzlichkeit vor sich gehen dürfen, dass die Struktur der Zellen, resp. Organe dadurch zerstört wird; in dieser Beleuchtung erscheint auch die Kernleiterstruktur als Substrat der Leitungsfunktion der Nervenfaser vollständig gleichstehend der Struktur anders geformter „lebendiger Substanzen“ als Substrat von deren respektiven Funktionen[3]); und das Widerstreben der „Neovitalisten“, eine „Lebensfunktion“ durch einen physikalisch-chemischen Prozess zu erklären, welcher sich an „todten Leitern“ ebenfalls in Gang setzen lässt, erscheint im Lichte der sich häufenden Beobachtungen immer weniger begründet.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 1.

Fig. 1. Grosser Hund; keine Narkose. Blutdruckkurve, linke Carotis, aufgenommen mit Gad's Manometer. Peripher. Stumpf des rechten Vagus gereizt mit Schlitteninduktor, 1 Grenet, 100 mm RA. Abkühlung peripherisch von der Reizstelle: a) 25^0, b) 15^0, c) 9^0, Wirkung bleibt ganz aus. d) Wiedererwärmung auf 18^0, e) Wiederabkühlung auf 9^0; die geringe Reizwirkung bei 50 mm RA. vermuthlich durch unipolare Abgleichungen; f) Wiedererwärmung auf 20^0, g) auf 25^0.

1) Arch. des sciences phys. et nat. (3) XXX. S. 293 ff.

2) Biolog. Centralblatt XII. S. 330 ff., XV. S. 372 ff.

3) Z. B. der Röhrenform der Blutgefässe, der Struktur der dioptrischen Medien des Auges u. s. w.

Fig. 2. Kaninchen, keine Narkose. Blutdruck, linke Carotis, Gad's Manometer; rechter peripher. Vagusstumpf gereizt und abgekühlt wie oben. a) 25°, b) 12°; Wiedererwärmung c) 18° und 20°, d) 25°.

Fig. 3. Kaninchen, keine Narkose. Athemvolumscheiber; Inspirationszacken nach unten. Linker Vagus intakt; centraler Stumpf des durchschnittenen rechten mit Induktionsströmen, 200 mm RA., gereizt. Abkühlung central von der Reizstelle: a) 25°, b) 13°, c) 10°, d) 9°; Wiedererwärmung e) 20°, f) 25°.

Fig. 4. Graphischer Rheotomversuch; 5 Froschischiadici; Längsquerschnittableitung. Länge der Reizstrecke 8 mm, der Zwischenstrecke 25 mm der Ableitungsstrecke 10 mm; Wert jeder Zeitmarke = $^1/_{1000}$ Sec. die vertikalen Striche entsprechen dem Reizmoment. a) Zimmertemperatur (+ 24°); b) Abkühlung der Zwischenstrecke auf + 6°.

Fig. 5. Graphischer Rheotomversuch; 6 Ischiadici. Doppelte Längsschnittableitung. Länge der Reizstrecke 5 mm, der Zwischenstrecke 15 mm, der Ableitungsstrecke 10 mm. Wert jeder Zeitmarke wie oben. a) Ableitungsstrecke, b) Zwischenstrecke auf + 5° abgekühlt.

Dritte Abhandlung.

Versuche über die Ursache der sekundären Zuckung.

Als Matteucci die „sekundäre Zuckung" entdeckte, fand er bereits, dass dieselbe eintritt, gleichgültig welche Lage im Verhältniss zur Faserrichtung des primären Muskels man dem aufgelegten Nerven des sekundären Präparats giebt. Die Richtigkeit dieser Angabe wurde hierauf von du Bois-Reymond[1]) lebhaft bestritten, und es blieb späteren Forschern überlassen, sie aufs Neue darzulegen und gleichzeitig zu versuchen, sie mit den Theorieen über Natur und Verlauf des galvanischen Erregungsphänomens in Einklang zu bringen[2]). Nachdem die Versuche Bernstein's und Hermann's darauf hinwiesen, dass die Aktionsströme des Muskels in jedem Fall von dem Orte der Reizung aus wellenartig ablaufen (bei Reizung vom Nerven aus also in jeder einzelnen Muskelfaser von dem motorischen Nervenendorgan), schien eine genauere Untersuchung der Bedingungen für den Eintritt der sekundären

1) Untersuchungen über thier. Elektrizität II. 1. S. 95 ff.

2) Eine vortreffliche ausführliche Darstellung des gesammten hierhergehörigen Materials giebt Biedermann in seiner „Elektrophysiologie" S. 355 ff.

Zuckung in erster Linie am parallelfaserigen Muskel geboten. Dieselbe wurde denn auch von Kühne am Sartorius angestellt und ausführlich veröffentlicht [1]).

Um dem Zusammenhang der sekundären Zuckung mit der Reizwelle näher zu kommen, wurden die Sartorien curarisiert und an einem oder beiden Enden direkt gereizt; es bestand diese Reizung zunächst in der Anlegung eines Querschnitts, welche Kühne als mechanischen Reiz auffasst; — oder in dem Eintauchen des Querschnittendes in eine leitende Flüssigkeit, welche Behandlung Kühne mit Hering als elektrischen Reiz durch Schliessung des Demarkationsstromes auffasst. Diese beiden Methoden erwiesen sich nun als geeignet, sekundäre Zuckung zu erzeugen, nicht nur wenn der Nerv des sekundären Präparates dem curarisierten Sartorius parallel zu seiner Faserrichtung angelegt war, sondern auch wenn er quer zu derselben anlag oder kreisförmig um den Muskel geschlungen war, ja selbst wenn er nur der Querschnittsfläche des am einen Ende durchschnittenen primären Muskels anlag. Dieses Ergebniss schien auch Kühne so schwer vereinbar mit der Annahme, dass die Zuckung durch die „Schwankungswelle" erzeugt werde, dass er zum Beweis dafür, dass letzteres doch der Fall sei, den Unterschied des Latenzstadiums der graphisch registrierten sekundären Zuckung untersuchte, wenn der sekundäre Nerv dem primären Muskel das eine Mal näher, das andere Mal ferner von der Reiz- (Schnitt- oder Benetzungs-) Stelle angelegt war. Er fand, dass der Unterschied den von Bernstein gefundenen Werthen für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Schwankungswelle entsprach, und schloss daraus, dass diese denn doch die Ursache der sekundären Zuckung sein müsse. Zur Erklärung für das Eintreten dieser auch bei Querlage des Nerven nimmt er an, dass in ein und demselben Sartorius Fasern verschiedener Art und verschiedenen Zustandes neben einander vorhanden seien, in welchen die Schwankungswelle sich auch mit verschiedener Geschwindigkeit fortpflanze, so dass auch bei Querlage des Nerven Potentialdifferenzen in demselben erzeugt würden, infolge der Ankunft der Schwankungswelle an den einzelnen Punkten zu verschiedener Zeit.

Von der Reizung des curarisirten Sartorius durch Induk-

---

1) Untersuchungen aus dem physiolog. Institut in Heidelberg Bd. III. S. 2 ff.

tionsschläge giebt Kühne an, dass sie sekundär weniger gut wirksam sei, als jene beiden anderen Reizmethoden. Doch erhielt er auch in diesem Falle Wirkung bei Querlage des Nerven, wenn er eine eigenthümliche Versuchsanordnung anwendete, deren Wirksamkeit er auch für jene beiden anderen Reizmethoden rühmt: Er spannt den sekundären Nerven aus und hängt den primären Sartorius darüber, oder er hängt diesen über ein Glasstäbchen und legt den sekundären Nerven quer zur Faserrichtung auf den „First"; die Reizung erfolgt aber für beide herabhängenden Sartoriusenden gleichzeitig, indem beide gleichzeitig durchschnitten, oder aber die Schnittenden gleichzeitig in leitende Flüssigkeit getaucht werden, oder endlich, indem durch ein den beiden herabhängenden Sartoriusenden zwingenartig angelegtes Elektrodenpaar ein Induktionsschlag zugeleitet wird. Die besonders starke sekundäre Wirkung, welche Kühne in allen diesen Fällen erhielt, führt er auf „Interferenz" der von beiden Enden herkommenden und bei dem querliegenden Nerven anlangenden Schwankungswellen zurück. Hierzu scheint mir aber jene weiter oben bereits erwähnte Annahme Kühne's, dass die Erregungswellen sich in den verschiedenen neben einander liegenden Fasern verschieden schnell fortpflanzen, erst recht die Voraussetzung zu bilden. Bei querer Anlegung des sekundären Nerven an anderer Stelle, als auf dem „First" des gefalteten Sartorius scheint aber Kühne durch elektrische Reizung keine sekundäre Zuckung erhalten zu haben[1]), wie überhaupt in seinen mit elektrischer Reizung erhaltenen Ergebnissen hinsichtlich der sekundären Zuckung vom curarisirten Sartorius aus Klarheit und Regelmässigkeit entschieden zu vermissen ist.

Bei der Wichtigkeit dieses Gegenstandes für die ganze Theorie der elektrischen Erscheinungen am thätigen Muskel habe ich geglaubt, hier einige ergänzende Versuche anstellen zu sollen, unter Anwendung einer Versuchsanordnung, welche möglichst entscheidende Ergebnisse erwarten liess.

Ich spannte zu diesem Zwecke einen oder beide, in üblicher Weise mit Knochenstücken in Verbindung gelassen, aufs Sorgfältigste präparirte Sartorien eines curarisirten Frosches derartig zwischen zwei Muskelklemmen aus, dass ihnen für die Kontraktion ein gewisser Spielraum blieb. Das schmale Ende des einen (oder

1) a. a. O. S. 40.

alleinigen) Muskels wurde über zwei aus ganz dünnen Silberdrähten hergestellte d'Arsonval'sche Chlorsilberelektroden gebrückt, welche von einander etwa 3 mm enfernt genau rechtwinklig zur Faserrichtung des Muskels lagen (vergl. die Holzschnitte Fig. 1). Durch diese wurde mit Oeffnungsinduktionsschlägen gereizt, denen solche Richtung gegeben war, dass die der Muskelmitte zugekehrte Elektrode Kathode war.

In allen denjenigen Fällen, in welchen es überhaupt gelang, bei dieser Anordnung sekundäre Zuckung zu erhalten, zeigte sich nun Folgendes, und zwar bei so geringen Reizstärken, solcher Entfernung des sekundären Nerven von den Elektroden und so sorgfältiger Isolirung aller in Betracht kommenden Theile, dass jeder Gedanke an Täuschung durch Stromschleifen und unipolare Abgleichungen absolut ausgeschlossen war: Wurde der Nerv des se-

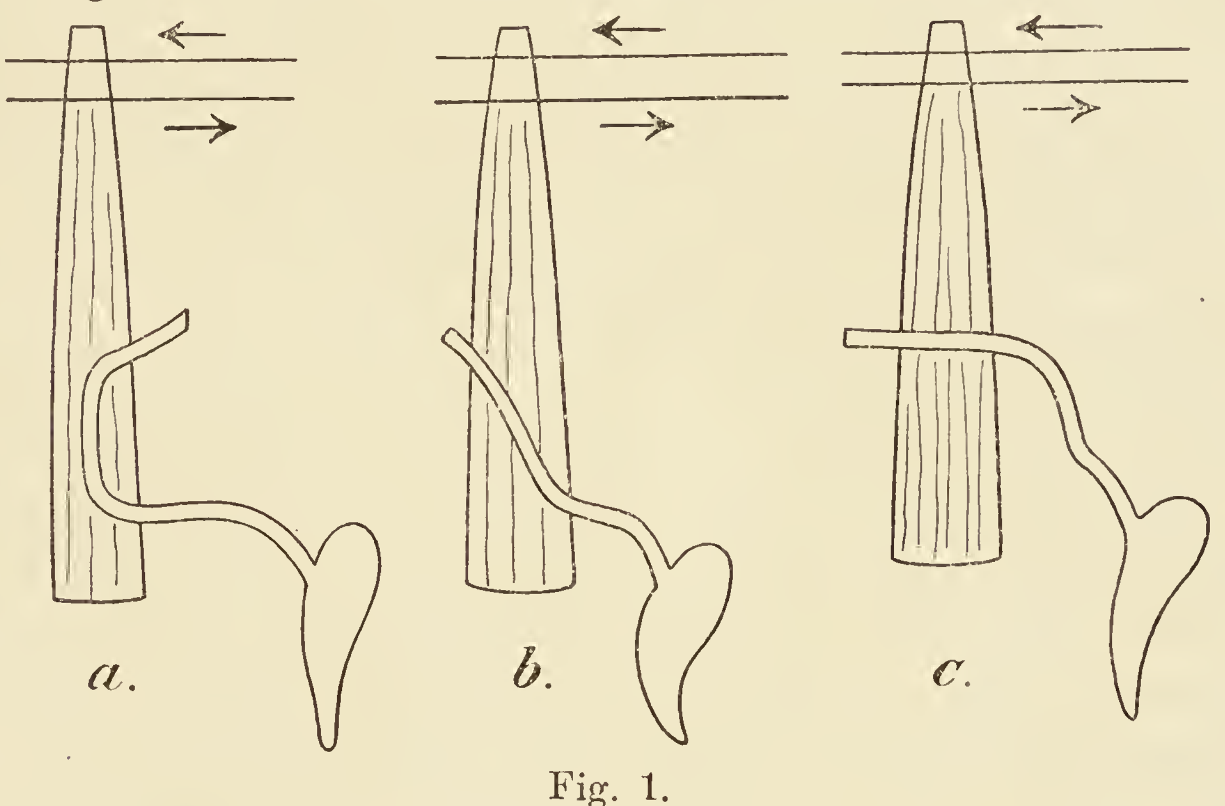


Fig. 1.

kundären Präparats parallel zur Faserrichtung, Fig. 1 a, oder schräg zu derselben, Fig. 1 b, dem primären Sartorius angelegt, so trat kräftige sekundäre Zuckung bei jeder Reizung des Sartorius ein; wurde dagegen der Nerv genau quer zur Faserrichtung angelegt (also parallel zu den Elektroden, resp. rechtwinklig gegen die Richtung der Induktionsschläge), Fig. 1 c, so blieb sie stets aus, auch dann, wenn der ganze Nerv den Elektroden so nahe sich befand, wie vorher bei der Applikation parallel zur Faserrichtung der den Elektroden nächstgelegene Punkt[1]).

1) Diese Entfernung betrug, um alle Fehlerquellen zu vermeiden, stets mehr als 10 mm. Uebrigens wurde Durchschneidung resp. Anlegung des

Dieser, oftmals mit immer dem gleichen Ergebnisse wiederholte Versuch lässt sich nur so erklären, dass die gleichzeitig von der Kathode der Oeffnungsschläge ausgegangenen Negativitätswellen, in sämtlichen parallelen Fasern gleich schnell verlaufend, auch gleichzeitig an allen Punkten des quer angelegten Nerven ankommen, so dass eine Längsdurchströmung desselben infolge von Potentialdifferenzen zwischen den darunter liegenden Stellen der verschiedenen Fasern ausgeschlossen ist[1]). Genau das gleiche Resultat erhielt ich auch bei Anwendung der ebenfalls von Kühne empfohlenen „mittelbaren" Anlegung des sekundären Nerven, zu welcher ich mich folgender Anordnung bediente: Zwei Silberdrähte waren an einem passend eingerichteten isolierenden Halter derart angebracht, dass ihre Mitteltheile fixirt waren und zur Ableitung nach einem stromprüfenden Apparat benutzt werden konnten, während von den vier mit Chlorsilber überzogenen Enden das eine Paar zwei beliebigen Punkten des Sartorius angelegt werden konnte, über das andere Paar der Nerv des an demselben Halter durch Vermittlung einer Muskelklemme isolirt eingespannten sekundären Präparats gebrückt wurde. Legte ich die erstgenannten Elektrodenenden zwei einander genau quer gegenüberstehenden Punkten des primären Sartorius an, so blieb stets die sekundäre Zuckung aus, während sie bei jeder anderen Anlegung eintrat; entsprechend verhielt es sich mit der Anzeige eines Aktionsstromes, wenn die Mitten der Silberdrähte mit der Bussole oder einem sehr empfindlichen Kapillarelektrometer verbunden wurden. Diese Versuche liefern also einen strengen Beweis dafür, dass die sekundäre Zuckung durch die „phasischen Aktionsströme" oder „Schwankungswellen" des primären Muskels hervorgerufen wird, und alle Fälle, in welchen bei querer Anlegung des sekundären Nerven sekundäre Zuckung eintritt, müssen zunächst durch ungleichzeitiges Anlangen derselben unter den verschiedenen Nervenstellen erklärt werden. Dies bietet keine Schwierigkeit bei direkter

---

sekundären Nerven mit dem Querschnitt auch vermieden, um die erhöhte Erregbarkeit der Stellen in dessen Nähe auszuschliessen.

1) Vorausgesetzt ist die von Hermann genügend bewiesene Unerregbarkeit der Nerven für streng transversale Durchströmung.

Reizung unregelmässig gebauter Muskeln und bei allen Fällen indirekter Reizung, insofern ja die motorischen Nervenendorgane niemals an allen Fasern nebeneinander in gleicher Entfernung von einem etwa transversal angelegten Nerven liegen.

In meinen Versuchen brauchte ich denn auch nur den curarisirten Sartorius durch einen uncurarisirten zu ersetzen, wo also intramuskuläre Nerven mit Erfolg mitgereizt wurden, um die sekundäre Zuckung bei Querlage des Nerven eintreten zu sehen. Auf die Oberschenkelmuskulatur oder den Gastroknemius eines unvergifteten Frosches gelegte Nerven bedingen auf Reizung des primären Plexus ischiadicus ausnahmslos sekundäre Zuckung, gleichgültig, wie sie zur Faserrichtung liegen; ich habe diese Thatsache wieder und immer wieder bestätigen können.

Aber auch bei Wiederholung der Kühne'schen Versuche, indem ich den Sartorius quer über den sekundären Nerven hängte, beobachtete ich oft genug sowohl bei Durchschneidung, als bei Benetzung der Schnittenden des Muskels sekundäre Zuckung trotz der zur Faserrichtung queren Lage des Nerven. Nach dem Ergebniss der oben berichteten Versuche dürfte sich hierfür die Erklärung durch verschieden schnelles Fortschreiten der Schwankungswelle in den einzelnen Muskelfasern wohl kaum aufrecht erhalten lassen; ich glaube, dass die Stärke der Reizung der einzelnen Muskelfasern bei einem Scheerenschnitt oder der Benetzung des Schnittendes nie genau die gleiche sein kann (wie bei der elektrischen Reizung mit transversaler Kathode) und dass die verschiedene Grösse der in den einzelnen Fasern laufenden Schwankungswellen die Ursache für die Erregung des querliegenden Nerven bilden mag.

Soviel halte ich für sicher, dass die phasischen, d. h. wellenartig ablaufenden elektrischen Erscheinungen am erregten Muskel die Ursache der sekundären Zuckung bilden. Welches ihre Analogien und welches ihre Verschiedenheiten gegenüber den Schlägen der elektrischen Organe bei den Zitterfischen sind, deren Verhalten demjenigen des sekundäre Zuckung gebenden Muskels doch so ähnlich ist, welche Vorgänge anderer Art ferner bei dem galvanischen Erregungsphänomen des Muskels noch besonders hinzukommen (Schenck), darüber werden besondere Versuche zu entscheiden haben.

(Aus dem physiologischen Institut in Göttingen.)

Weitere Erfahrungen über die Beziehungen des N. vagus zur Athmung und Verdauung.

Von

Dr. **H. Boruttau,**
Assistenten und Privatdozenten.

Hierzu Tafel II und III.

Während man früher geneigt war, die inspiratorischen und exspiratorischen Wirkungen der Vagusreizung durch die Existenz zweier besonderer Arten centripetaler Vagusfasern zu erklären, war ich auf Grund früher mitgetheilter Versuche [1]) zu dem Ergebnisse gelangt, dass es sich nur um eine Art solcher Fasern handele, welche je nach der Art des Reizes und der Art und dem Zustand des Thieres Erregung oder Hemmung von Inspirationsbewegungen vermittele. Diese Vorstellung hat seitdem dadurch eine Stütze erhalten, dass es Beer und Kreidl [2]) zwar gelang, in der Vaguswurzel die die Athmung überhaupt beeinflussenden Fasern auf ein bestimmtes Faserbündel zu lokalisiren, nicht aber inspiratorisch und exspiratorisch wirkende Fasern von einander zu sondern. Zu der Annahme nur einer Art von centripetalen Lungenvagusfasern hat sich in einer ausführlichen, an sorgfältigen Beobachtungen reichen Arbeit neuestens auch Lewandowsky [3]) bekannt; er glaubt indessen in Hinsicht auf die Art und Weise, wie beide Wirkungen auf die Athembewegungen vermittelt werden, der von mir ausgesprochenen Vorstellung theils auf Grund seiner Versuche, theils auf Grund theoretischer Erörterungen entgegentreten zu müssen.

1) Pflüger's Arch. LXI. S. 39 ff.
2) Ibid. LXII, S. 156 ff.
3) Du Bois' Arch. 1896. S. 195 ff.

Eine genaue Nachprüfung der Angaben von Langendorff und Oldag über die Wirkungen der Anwendung konstanter und unterbrochener Kettenströme, sowie Versuche mit mechanischer, thermischer und chemischer Reizung hatten mich davon überzeugt, dass Momentanreize inspiratorisch wirken (bei Wiederholung andauernde Beschleunigung der Athmung oder Stillstand in Inspirationsstellung hervorrufen), während alle Dauereinwirkungen, seien es elektrische oder nicht elektrische, die Inspiration reflektorisch hemmen. In Hinsicht auf die ersteren leugnet nun Lewandowsky die inspiratorische Wirkung der Schliessung eines absteigenden Kettenstromes vollständig, mit Bezug darauf, dass auch ich sie als nicht regelmässig zu erhaltendes Ergebniss bezeichnet habe, und mit der Behauptung, dass dasjenige, was Langendorff und Oldag und ich als „absteigende Schliessungswirkung" beobachtet hätten, auf Täuschung durch psychische Einwirkung auf die Athmung oder Stromschleifen auf den N. phrenicus beruhe. Ich bin jetzt in der Lage, Beispiele inspiratorischer Wirkung der Schliessung des absteigenden Stromes zu geben, deren blosser Anblick wohl genügen dürfte, um das Nichtzutreffen jener Einwände zu zeigen, insofern die Gestalt der Kurven anders ist, als wie sie der Wirkung jener Fehlerquellen entsprechen würde: Fig. 1, 2, und 3 auf Tafel II wurden am Kaninchen durch Schliessung eines absteigend durch den centralen Stumpf des rechten Vagus geleiteten konstanten Stroms von drei Grenet-Elementen erhalten, und zwar 1 bei intaktem, 2 und 3 bei gleichfalls durchschnittenem linken Vagus; in dem dritten Beispiel dauert die inspiratorische Wirkung sogar noch eine Zeit lang während der Stromesdauer an, analog der Angabe von Langendorff und Oldag, und die Oeffnung hat die hemmende Wirkung, in deren Deutung als Folge des polarisatorischen Nachstroms Lewandowsky sich mir anschliesst. Dagegen lässt er die inspiratorische Wirkung der Oeffnung des aufsteigenden Stromes nicht als solche polarisatorische Gegenstromwirkung gelten, da er ja die Schliessungswirkung des absteigenden Stromes ablehnt; er erklärt sie vielmehr als eine im Centralorgan zu Stande kommende Nachwirkung der Hemmung, mit der besonderen Begründung, dass sie sich nicht abstufen lasse, sondern stets dieselbe Gestalt eines kurzdauernden

inspiratorischen Tetanus habe. Ein vergleichender Blick auf Fig. 4, 5 und 6 dürfte zeigen, dass dieser Einwand nicht zutrifft [1]).

Den Unterschied zwischen Momentan- und Dauereinwirkungen hatte ich auch bei der mechanischen Reizung des centralen Vagusstumpfs wiedergefunden. Lewandowsky bezweifelt die Richtigkeit dieser Angabe und glaubt im Hinblick auf die Applikation rasch auf einander folgender mechanischer Momentanreize vor der Anwendung lärmmachender Tetanomotoren warnen zu sollen, wegen der in psychischer Beeinflussung der Athmung liegenden, von mir übrigens durch Kontrollversuche ausgeschlossenen Fehlerquelle. Ich habe inzwischen die früher mit dem elektromagnetisch angetriebenen Hammerwerk angestellten Versuche mit einem nach dem Muster des durch v. Uexküll auf dem III. internationalen Physiologenkongress demonstrirten Apparates gebauten Tetanomotor wiederholt, bei welchem lediglich die Erschütterungen eines schwingenden Elfenbeinstäbchens, dem der Nerv lose aufliegt, wirken, ohne den Nerven zu zerquetschen, zu zerren oder sonst irgendwie zu schädigen, und welcher relativ geräuschlos mit der Hand in Bewegung gesetzt wird: Fig. 7 zeigt ein Beispiel des hiermit erzeugten inspiratorischen Tetanus, welcher dem durch rasch unterbrochene, resp. Richtung wechselnde Ströme erzeugten durchaus gleicht. Dem gegenüber habe ich durch dauernde Zerrung und Quetschung, durch den Druck eines den Nerven umschnürenden Fadens u. a. nie etwas anderes als Athemhemmung (Fig. 8) beobachtet und kann somit die Zurückführung der Reizerfolge auf die Art der Einwirkung, als momentane einerseits und dauernde andererseits nur aufs Neue bestätigen.

Gegen die von mir versuchte Verbindung dieser Beziehungen mit der allgemeinen Anschauung von der Beschaffenheit der

---

1) In Fig. 4 ist auch die Wirkung der Schliessung des aufsteigenden Stromes als solcher inspiratorisch; erst die längere Dauer desselben lässt die Hemmungswirkung besser hervortreten. So erklären sich auch die „gemischten“ oder „Uebergangswirkungen“ der Reizung mit Wechselströmen durch die Konkurrenz der Momentan-(Reizwellen-) und Dauer-(Elektrotonus)wirkung. Bei ganz schwachen Induktionsströmen kann letztere überwiegen; daher die von Lewandowsky betonte Hemmungswirkung nahe der „Reizschwelle“.

Nervenfaser als Kernleiter, insofern die Dauereinwirkungen elektrotonisirend, die Momentan-„Reize“ durch Ingangsetzung von Negativitätswellen wirken sollen, wenden sich die theoretischen Erörterungen Lewandowsky's. Wenn er zunächst angiebt, davon ganz absehen zu wollen, dass meine Theorie der Nervenleitung noch keineswegs allgemein anerkannt sei, so hätte er diese Worte, welche doch weder gegen die Richtigkeit jener Theorie, noch gegen ihre Anwendbarkeit auf die Erklärung der Vaguswirkung etwas beweisen, wohl besser ganz weglassen können. Wenn er ferner unter Hinweis auf Grützner'sche Versuchsreihen davor warnt, funktionell verschiedenen Nervenfasern gemeinsame Eigenschaften zuzuschreiben, so darf ich wohl auf die in der dieser vorhergehenden Abhandlung enthaltenen Beobachtungen über die Wirkungen der Kälte auf die Nervenleitung hinweisen, insofern diese dafür sprechen, dass viele scheinbar die Nervenfasern betreffende Unterschiede in Wirklichkeit auf die verschiedene Beschaffenheit der Erfolgsorgane zurückzuführen sind, mit welchen die an und für sich gleichartigen Nervenfasern in Verbindung stehen. Wenn ich aber die Vermuthung aussprach, dass der katelektrotonische Zustand der Vagusfaser „bis zum Centralorgan reichend“ die Hemmung, die „Reizwellen“ dagegen die reflektorische Auslösung von Inspirationsbewegungen vermitteln, so glaubte ich darum nicht den Vorwurf zu verdienen, welchen mir Lewandowsky macht, indem er sagt, dass ich die Vorstellung von der allgemeinen Beschaffenheit der Nervenfaser nun plötzlich auf die Nervenzelle ausdehne, ohne, wie billig verlangt werden müsse, mir eine klare Vorstellung von den Vorgängen im Centralorgan gebildet zu haben. Dem gegenüber möchte ich darauf hinweisen, dass eine hemmende Wirkung der elektrischen Durchströmung von Nervenfasern auf die Thätigkeit der mit ihnen verbundenen Erfolgsorgane von ganglióser Beschaffenheit für viele Vorgänge sich nicht von der Hand weisen lässt. Hierher gehört wohl die von Kühne so genannte, neuerdings durch Versuche von Wedensky ausser Zweifel gesetzte „Elektrotonisirbarkeit der motorischen Nervenendigungen“, hierher die herzhemmende Vaguswirkung, welche doch wahrscheinlich auch durch Vermittlung von Ganglienzellen zu erklären ist. Dass für die reflektorische Beeinflussung der Athembewegungen die anatomischen und physiologi-

schen Beziehungen der centralen Vaguszellen mit den die Athembewegungen auslösenden Ganglienzellen in Betracht kommen, versteht sich von selbst; bei dem Dunkel indessen, welches ungeachtet aller Fortschritte der neueren Histologie die Vorgänge in den Centralorganen immer noch umgiebt, glaubte ich einem Vorwurfe wegen der Enthaltung von jeder Hypothese über das Zustandekommen reflektorischer Inspirationsanregung und -Hemmung um so weniger mich auszusetzen, als ich ausdrücklich betonte, dass wir damals verzichteten, auf dieses Gebiet einzugehen. Uebrigens stimme ich Lewandowsky darin vollständig zu, dass die Schwierigkeit in der bereits bestehenden Erregung der centralen Athemzellen durch den Reiz des venösen Blutes liege, zu welcher wir in unseren Versuchen noch eine neue Einwirkung hinzufügen, welche diese bestehende Erregung entweder steigern oder vermindern kann; ersteres erklärt Lewandowsky durch „Summation", letzteres durch „Interferenz", beides von je zwei rhythmischen Erregungsvorgängen. Die Möglichkeit der Summation zugegeben, glaube ich, dass ein den Erregbarkeitszustand dauernd herabsetzender Einfluss der von der Nervenfaser aus „elektrotonisirten" centralen Vaguszelle die Hemmung der Inspirationsbewegungen mindestens eben so gut zu erklären vermag [1]), wie die verwickeltere Vorstellung von Interferenzvorgängen, ohne damit etwa deren Bedeutung sowohl für die Physiologie der Nervenfasern als der Centralorgane im mindesten herabsetzen zu wollen.

Indem ich darum die von mir gemachten Angaben und aus denselben entwickelten Vorstellungen über die Wirkung künstlicher Vagusreizung gegenüber Lewandowsky vollständig aufrecht erhalten möchte, betone ich nochmals das unsern beiden Auffassungen gemeinsame, nämlich die Annahme von nur einer Art centripetaler Lungenvagusfasern, welche sowohl Erregung, als auch Hemmung von Inspirationsbewegungen vermitteln können. Was nun die weitere Frage betrifft, wie diese Fasern bei der Regulirung der normalen Athmung wirken, so hatte ich auf Grund von Versuchen mit reizloser Ausschaltung beider Vagi nach Gad's Verfahren unter Vergleichung

1) Für die Wirkung des aufsteigenden konstanten Stromes nimmt Lewandowsky selbst diesen an!

des Verhaltens mehrerer Thierarten — Kaninchen, Hund und Katze — angenommen, dass entsprechend der Hering-Breuer'schen Selbststeuerungstheorie inspiratorische und exspiratorische Wirkungen nebeneinander betheiligt seien, indem die Lungendehnung bei jeder Inspiration durch Vermittlung der Vagi diese Inspiration hemme und das Wiederzusammensinken der Lunge bei jeder Exspiration durch Vermittlung der Vagi die nächste Inspiration errege. Dem gegenüber erhält Lewandowsky auf Grund seiner ausschliesslich am Kaninchen angestellten Versuche die Vorstellung Gad's aufrecht, dass nur die Inspirationshemmung durch die Vagi für die Regulirnng der normalen Athmung in Betracht komme. Indem er darauf besonders Gewicht legt, dass unmittelbar nach der Durchfrierung beider Vagi nur die Inspirationen vertieft und verlängert, die exspiratorischen Phasen dagegen verkürzt seien, und dass die Verlängerung dieser letzteren resp. die Ausbildung der bekannten langen expiratorischen Pausen erst im späteren Verlauf erfolgte, bezeichnet er diese exspiratorischen Erscheinungen als „Spätfolgen“ der Vagusausausschaltung und erklärt sie, entsprechend der von Gad mit Recht betonten Vermehrung der Athemanstrengung durch eine Ermüdung des Athemcentrums infolge dieser vermehrten Arbeitsleistung, welche bewirken soll, dass die Erregbarkeit des Centrums sinke und der Reiz des venösen Blutes während jeder exspiratorischen Phase mehr Zeit brauche, als im normalen Zustande, um die nächste Inspiration zu erregen. Auf Grund zahlreicher gelegentlicher Beobachtungen, welche ich z. Th. schon lange vor Erscheinen der Lewandowsky'schen Arbeit gemacht habe, nachdem Herr Prof. Gad mich bereits früher auf obige Erklärung brieflich aufmerksam gemacht hatte, bin ich zu der Ueberzeugung gelangt, dass der in Rede stehende Vorgang bei der immer stärkeren Ausbildung der exspiratorischen Pausen in einem gewissen Stadium nach doppelseitiger Vagotomie thatsächlich im Spiele ist, ja dass in denjenigen Fällen, in welchen unmittelbar nach der Vagusausschaltung die exspiratorischen Phasen unverändert oder gar verkürzt sind, thatsächlich darauf zu schliessen ist, dass eine Betheiligung inspiratorischer Vaguswirkungen vorher fehlte ich habe solche Fälle, welche beim Kaninchen allerdings die Mehrzahl bilden, seitdem auch beim Hunde oft genug beobachtet (s.

Fig. 9, 11b, 13a). Es fragt sich indessen, ob für diejenigen Fälle, in welchen unmittelbar nach der Vagusausschaltung bereits die erste exspiratorische Phase verlängert ist (solche finden sich für das Kaninchen bei Lindhagen[1]) und bei mir; Lewandowsky selbst giebt in seiner Fig. 56 ein schönes Beispiel); die Erklärung Lewandowsky's genügt, dass nämlich das betreffende Thier von vornherein geschwächt und sein Athemcentrum wenig erregbar sei, so dass die erste stark verlängerte Inspiration schon genüge, um es in dem oben bezeichneten Sinne zu alteriren. Ich halte es für wahrscheinlich, dass hinter dieser Erscheinung thatsächlich ein Ausfall inspiratorischer Vaguswirkung steckt, welcher gerade dann hervortritt, wenn das Athemcentrum wenig erregbar ist. Für seine Anschauung führt Lewandowsky eine Reihe weiterer Versuche ins Feld. Anknüpfend an das wichtige Ergebniss der Versuche von A. Loewy[2]), wonach der centripetale Lungenvagus einen dauernden Tonus habe, welcher nach Eröffnung der Pleurahöhle der betreffenden Seite verschwinde und nach Wiederherstellung des normalen „negativen Druckes" wiederkehre, zeigt er, dass einseitige Anlegung des Pneumothorax nach Durchschneidung des Vagus der andern Seite genau dieselben Athemveränderungen zur Folge hat, wie Ausschaltung des zweiten Vagus; er schliesst daraus, dass die inspiratorische Wirkung des Lungenkollapses beim Pneumothorax, auf welche Hering und Breuer die eine Hälfte ihrer Selbststeuerungstheorie stützen, eine Ausfalls- und keine Reizerscheinung sei, also gegen, nicht für die normale Betheiligung inspiratorischer Vaguswirkungen an der Athmungsregulirung spreche. Die von ihm angeführte Thatsache habe ich in eigenen Versuchen bestätigt gefunden, doch mit derselben Variabilität in Beziehung auf die Veränderung des Verhältnisses beider Phasen, wie es bei der beiderseitigen Vagusausschaltung der Fall ist. Aber selbst zugegeben, dass die Pneumothoraxversuche nichts für die inspirationserregende Vaguswirkung beweisen, so bleibt doch die andere Thatsache bestehen, welche für die Hering-Breuer'sche Theorie angeführt wird, nämlich dass bei intakten Vagis die eigene Athmung eines Thieres, bei welchem künstliche Athmung einge-

---

1) Skand. Arch. f. Physiol. IV. S. 296 ff.

2) Pflüger's Arch. XLII. S. 273 ff.

leitet wird, sich dem Rhythmus dieser letzteren anpasst, indem jede Einblasung mit einer Exspiration, jeder Nachlass mit einer Inspiration beantwortet wird; erfolgten die normalen Inspirationen ausnahmslos nur durch das „Ansteigen der Erregbarkeit der Centren für den Blutreiz während der exspiratorischen Phase“, so möchte jene Erscheinung bei Beschleunigung des Rhythmus der Einblasungen nicht zustande kommen können.

Eine weitere Stütze seiner Anschauung erblickt Lewandowsky in der Beobachtung, dass während der „Spätfolgen“ des Vagusausfalls bei Erzeugung von Dyspnoe die Athmung tiefer und gleichzeitig durch Verlängerung der exspiratorischen Pausen langsamer werde, an Stelle der vor dem Vagusausfall im Beginn der Dyspnoë neben der Vertiefung zu beobachtenden Beschleunigung; dies beweise das thatsächliche Bestehen einer Erregbarkeitsverminderung des Centrums, analog dem Zustande, wie er bei erhaltenen Vagis erst in einem späteren Stadium der Dyspnoë, im letzten Stadium („terminale Athmung“) einer tödtlichen Blutung u. s. w. beobachtet werde. Demgegenüber kann ich in Fig. 10 ein Beispiel geben, welches zeigt, dass längere Zeit nach Vagusausschaltung bei deutlich verlängerten exspiratorischen Pausen durch Einleitung von „Rohrdyspnoë“ eine deutliche Beschleunigung der Athmung sich hervorrufen lässt, welche erst viel später der „terminalen“ Form Platz macht und beweist, dass die Erregbarkeit des Centrums noch genügend ist, um auf Steigerung des Reizes durch das venöse Blut mit Beschleunigung der Athmung zu reagiren [1]). Sollte hier nicht hinter der Erscheinung der exspiratorischen Pausen doch ein Ausfall inspiratorischer Vaguswirkung stecken? Endlich möchte ich im Hinweis darauf, dass die inspiratorische Wirkung künstlicher Momentan- oder Summationsreizung des Vagus stärker ist, als sie bei Reizung irgend welcher sensiblen Nerven erhalten werden kann, doch zu bedenken geben, ob es nicht seltsam wäre, wenn diese Wirkung bei der

1) Ebenso habe ich die durch den Reiz des erwärmten Blutes bei Insolation oder ähnlich auftretende Tachypnoe, das beim Hunde auch auf psychische Einwirkungen, in der Narkose u. s. w. häufige „Jappen“ nach doppelter Vagotomie oft genug beobachtet, ein Zeichen, dass hier entweder „obere Bahnen“ (denen Kronecker und Marckwald in dieser Frage wohl zu viel Bedeutung beilegen), oder rein centrale Einflüsse die Ursache abgeben.

natürlichen Funktion des Nerven gar nicht in Betracht käme, und daran die Warnung knüpfen, etwa in den entgegengesetzten Fehler zu verfallen gegenüber der früher vorherrschenden, nunmehr als irrig erwiesenen Anschauung, dass der Vagus bei der Regulirung der Athmung nur inspiratorisch, und gar nicht hemmend betheiligt sei, weil er überhaupt nicht athemhemmend wirken könne (Rosenthal[1]).

Auf Grund seiner Annahme, dass der N. vagus ausschliesslich der Hemmungsnerv der Athmung sei, weil ferner die Reizung der sensibeln Nerven schwach inspiratorisch wirke, die Durchtrennung der hemmend wirkenden Nn. splanchnici und N. laryngei nach der Vagotomie die Athmungsform nicht weiter ändere, wendet sich Lewandowsky gegen die Annahme von Schiff, dass im Fall längeren Ueberlebens nach der doppelseitigen Vagusdurchschneidung die athemregulirende Funktion der Nn. vagi allmählich von andern centripetalen Nerven übernommen werde. Eine Bestätigung oder Widerlegung der Angabe Schiff's, dass bei Thieren, welche nach Durchschneidung des rechten Vagus unterhalb des Recurrens-Abganges und des linken oben am Halse längere Zeit am Leben bleiben, die Athemfrequenz und -Tiefe sich allmählich wieder der normalen nähere, hatte ich früher infolge unzureichender Beobachtungen verschieben müssen. Ich habe seitdem bei drei Hunden nach doppelseitiger Vagotomie eine Lebensdauer von 56, resp. 22 und 8 Tagen beobachtet, unter Ausbleiben der Pneumonie; bei allen drei Thieren war die Operation in der oben erwähnten Weise aufgeführt worden; doch ergab die Sektion gerade desjenigen Thieres, welches sie am längsten überlebt hatte, dass der rechte N. laryngeus inferior verletzt und funktionsunfähig geworden, resp. degenerirt war, während bei den Thieren von kürzerer Lebensdauer die Operation diesen Nerven, wie vorgeschrieben, geschont hatte. Dafür war bei den beiden erstgenannten Thieren die Zwischenzeit zwischen der Durchschneidung des rechten und linken Vagus am grössten gewesen, nämlich 14 Tage, bei dem dritten Thiere, welches nur 8

1) Jetzt in Rosenthal's eigenem Laboratorium durch eine Versuchsreihe von Treves widerlegt (Bericht über den III. internat. Physiologenkongress, Centralbl. f. Physiol. IX. H. 15. 1895).

Tage überlebte, nur 5; ein weiterer Versuch, in welchem bereits 2 Tage nach vollkommen gelungener tiefer rechtsseitiger Vagotomie der linke Vagus oben am Halse durchschnitten worden war und das Thier bereits am 4. Tage darauf an einer, allerdings nicht sehr ausgedehnten Bronchopneumonie starb, hat mich zu der Ueberzeugung gebracht, dass das Moment der Gewöhnung an die, wenn auch äusserlich nicht sehr hervortretenden Folgen des Ausfalls des einen Lungenvagus[1]) für das Ueberstehen der Durchtrennung auch des zweiten und der damit verbundenen einseitigen Kehlkopf- und Schlucklähmung sicher eine gewisse Bedeutung hat. Wenn auch gegenüber der Schiff'schen Vorstellung von der „neuroparalytischen Lungenhyperämie" jetzt als erwiesen gelten muss, dass die Gefässnerven der Lunge im Sympathicus verlaufen, und nicht im Vagus, so ergeben doch gerade die neuesten sorgfältigen Versuche, welche François-Franck[2]) über die Gefässinnervation der Lunge angestellt hat, dass Verengerung der Lungengefässe reflektorisch durch Vagusreizung hervorgerufen werden kann. Insofern nun jeder dauernde, „tonische" Kontraktionszustand willkürlicher oder unwillkürlicher Muskeln wohl mit Recht auf eine dauernde Reflexwirkung zurückgeführt wird, welche durch äussere Einflüsse auf die peripherischen Endorgane centripetaler Bahnen zu stande kommt, so wäre eine Gefässerschlaffung in der Lunge durch Vagusdurchschneidung immerhin denkbar, wenn auch die Gefässnervenfasern derselben nicht im Vagus selbst verlaufen. Ein anderes Moment scheint mir indessen für das Eintreten oder Nichteintreten pathologischer Lungenveränderungen sowohl, als überhaupt für die Dauer des Ueberlebens vagotomirter Thiere von grösserer Bedeutung zu sein, als sie gewöhnlich von den deutschen Autoren ihm beigelegt wird, nämlich die Grösse der unmittelbar nach der Vagotomie eintretenden Veränderung der Athemform und die Resistenz des Athemcentrums gegen die ermüdenden Folgen der vermehrten Athemanstrengung, ganz im Sinne von Gad. Wenigstens äusserten sich die Vertiefung der Inspiration und die weiterhin als „Spätfolgen" im Sinne Lewandowsky's sich zei-

1) Junge Thiere sah ich öfters nach einseitiger Vagotomie im Laufe einiger Zeit zu Grunde gehen.

2) Archives de physiol. (5) VIII. S. 189.

genden langen exspiratorischen Pausen am stärksten bei denjenigen Thieren, welche dann auch die kürzeste Zeit überlebten. Bei dem Hunde, welchen ich nach der zweiten Vagotomie noch 56 Tage lang habe erhalten können, war von vorn herein die Verlängerung der Inspirationen im Sinne eines tetanischen „Plateaus" stärker ausgesprochen als die absolute Vertiefung der inspiratorischen Exkursion; der dem Verhalten nach der doppelseitigen Vagotomie zukommende Charakter der Athmung blieb bei diesem Thier, sowie bei demjenigen, welches 22 Tage am Leben blieb, immer deutlich erkennbar, aber unter einer gewissen Zunahme der Frequenz und Abnahme der Tiefe, welche ihn der normalen Athemform doch mehr und mehr näherte, also entsprechend den Angaben von Schiff. Fig. 11, 12 und 13 auf Taf. III illustriren das Verhalten des ersten, zweiten und vierten der erwähnten Versuchsthiere in dieser Hinsicht. Wieweit hierbei vikariirendes Eintreten anderer centripetaler Bahnen im Spiele ist, darüber möchte ich keine bindende Aeusserung machen, und nur noch an den bereits gethanen Hinweis auf die Fähigkeit der Athemcentren erinnern, auch ohne die Regulirung durch die Vagi auf rein centrale Einwirkungen hin (Erhöhung der Bluttemperatur o. ä.) die Athemfrequenz zu ändern. Dass die Vertiefung der Inspirationen auf die Lungen schädigend wirkt, wie oben betont, ergiebt sich übrigens u. a. aus dem Obduktionsbefund, den ich regelmässig erhielt, auch wo alle anderen Lungenveränderungen fehlten, — nämlich dem stark ausgesprochenen Emphysem.

Die andauernde Vermehrung der Athemanstrengung hat aber noch ein anderes, höchst interessantes Ergebniss bei langer Dauer des Ueberlebens, nämlich eine fettige Degeneration gerade der Athemmuskulatur — des Zwerchfells und der Interkostalmuskeln —, welche ich in den zwei erstgenannten Versuchen fand und die um so auffallender war, als die Extremitätenmuskeln und das Herz sich als nicht degenerirt erwiesen. Nun ist ja bekannt, dass erhöhte Inanspruchnahme bestimmter Muskelgruppen durch Erhöhung ihres Stoffwechsels ihre funktionelle Hypertrophie veranlassen kann; aber bei ununterbrochen dauernder Arbeit, wie sie das Herz und offenbar die Athemmuskeln zu leisten haben, ist nach längerer Zeit sekundäre Degeneration die sichere, für das Herz durch zahlreiche klinische Beobachtungen genügend bekannte weitere Folge der Ueberanstren-

gung. In dem Fall der vagotomirten Thiere scheint mir nun die Degeneration der überangestrengten Athemmuskeln begünstigt worden zu sein durch die mangelhafte Ernährung. Infolge der partiellen Oesophagus- und totalen Magenmuskellähmung erbrachen sich die Thiere häufig und magerten, ungeachtet aufmerksamer Fütterung, stark ab, bis der Tod an allgemeiner Schwäche eintrat. Den Versuch, durch Anlegung von Magenfisteln nach dem Vorgang von Pawlow und Schumow-Simanowsky[1]) die Einverleibung genügender Nahrung mit Umgehung der Folgen der in Rede stehenden Lähmungen zu ermöglichen, habe ich erst später ins Auge gefasst; er ist mir in Folge ungünstiger äusserer Umstände bis jetzt missglückt; doch ist es mir in einem Falle gelungen, einen Beitrag zu der Frage zu liefern, welche die Versuche jener Autoren eigentlich betrafen, nämlich die Beeinflussung der Magensaftsekretion durch die Nn. vagi. Dass ein solcher Einfluss bestehe, ist gegenüber den Angaben von Bernard, Pinkus, Panum u. a. (vgl. hierüber Eckhard, Physiol. des Nervensystems, 1867, S. 237 ff.) bereits vor Jahren durch Schiff[2]), ebenso von Nasse und seinen Schülern, Eckhard und Kritzler (s. o.) u. a. in Abrede gestellt worden. In neuerer Zeit hat Krehl[3]) auf Grund von an Hunden nach der oben mehrfach erwähnten Methode angestellten Versuchen angegeben, dass die Verdauungsstörung nach der Vagotomie wesentlich auf der Aufhebung der Sekretionsthätigkeit beruhe; bei einer Nachprüfung seiner Versuche konnten Leubuscher und Schäfer[4]) zu keinem bestimmten Ergebniss hinsichtlich der Beeinflussung, insbesondere der Salzsäure-Sekretion gelangen. Einen besonderen Standpunkt nehmen auf Grund ihrer Reiz- und Durchschneidungsversuche an ösophagotomirten und mit Magenfisteln versehenen Hunden Pawlow und Schumow-Simanowsky ein, indem sie angeben, dass Vagusreizung den Magensaftfluss verstärke, Durchschneidung die reflektorische Sekretion des Magensaftes bei sog. „Scheinfütterung“ (wobei das Futter

1) Centralbl. f. Physiologie III. S. 113, 1889 und Du Bois' Archiv 1895. S. 53 ff.

2) Lehrb. der Nervenphysiol. Lahr 1858, S. 421 und Schweiz. Monatsschr. f. pr. Med. 1860. 11 u. 12.

3) Du Bois' Arch. 1892. Suppl. S. 278.

4) Centralbl. für innere Medizin. XV. S. 761.

durch die Oesophagusfistel wieder ausfällt, also rein psychische Wirkung im Spiele ist) ganz aufhebe. Der trotzdem bei Speiseingestion in den Magen sezernirte Magensaft der bilateral-vagotomirten Hunde soll nach Angabe dieser Autoren kaum nennenswerthe Verminderung des Salzsäuregehalts, aber bedeutende Verminderung der verdauenden Wirksamkeit infolge Herabsetzung des Pepsingehalts zeigen. Dasselbe fand auch Jürgens[1]), als er die Pawlow'schen Versuche mit Durchschneidung beider Vagi unter dem Zwerchfell wiederholte, und auf Grund neuerer Versuche hat, wie mir erst nach völligem Abschluss dieser Arbeit bekannt wurde, jüngst Schiff[2]) das Gleiche angegeben.

In dem einen Versuch, welcher mir in dieser Hinsicht zu Gebote steht (rechts tief, links hoch vagotomirter Hund mit Magenfistel), fand ich den Salzsäuregehalt des Magensafts nach der Vagotomie unverändert, ja eher vermehrt, wenigstens soweit die qualitativen Farbenreaktionen darauf schliessen lassen. Auf die quantitative Bestimmung des Salzsäuregehalts, deren Methoden noch so viel umstritten sind, habe ich in diesem Falle verzichtet. Verdauende Wirkung des sezernirten Saftes auf hartgekochtes Eiweiss in vitro war vorhanden; dennoch war die Magenverdauung bei dem Thiere gegenüber den Verhältnissen vor der Vagotomie bedeutend beeinträchtigt: 30 gr in kleine Würfel geschnittenes mageres Rindfleisch, in einem an dem Korke der Magenfistelkanüle befestigten Tüllsäckchen in den Magen des Thieres eingebracht, waren nach 18 Stunden zum grossen Theil unverdaut, während sie vor der Vagotomie nach 5 bis 6 Stunden verschwunden waren; per os gegebene Fleischstücke fielen nach dieser Zeit aus der Fistel, oberflächlich angegriffen, aber wenig verkleinert. Mag nun dieses Ergebniss auf eine Verminderung des Pepsingehaltes schliessen lassen, so möchte ich mich doch, so weit ich auf Grund des einen Versuchs überhaupt dazu berechtigt bin, im Allgemeinen der neuerdings wesentlich auf Grund von Versuchen an Batrachiern von Contejean[3]) ausgesprochenen Ansicht anschliessen, dass nämlich der Einfluss des Vagus auf die Magensekration im Wesentlichen nur ein regulatorischer sei und dass die Hauptursache für die Verdauungsstörungen nach doppelseitiger Vagotomie in der moto-

1) Arch. des sc. biol. de St.-Pétersbourg I. 3. S. 323.

2) Arch. des sc. phys. et nat. 1896.

3) Archives de physiol. (5) IV. p. 640 ff.

rischen Lähmung liege. Auf die den motorischen Einfluss des Vagus auf den Oesophagus und Magen betreffenden Einzelheiten einzugehen, glaube ich hier füglich verzichten zu dürfen, nachdem diese bereits vielfache Bearbeitung und eine besonders ausführliche und genaue Zusammenstellung in einer Arbeit von Openchowski[1]) gefunden haben.

Die von mir im Anschluss an gewisse Angaben von Morat und Dufourt früher angeregte Frage, ob vagotomirte Thiere infolge Ausfalls einer Hemmung der zuckerbildenden Leberfunktion dauernd diabetisch werden, habe ich an den erwähnten Thieren von längerer Lebensdauer weiter verfolgt: Es zeigt sich ein durch positiven Ausfall der in Betracht kommenden Proben (Trommer-, Wismut-, Phenylhydrazinprobe) mit Sicherheit nachzuweisender Zuckergehalt des Harns, welcher indessen nur in den ersten Tagen nach der Operation besonders ausgeprägt war, so dass die Titration versucht werden konnte, die bis nahe an $1/2\,\%$ Glykose ergab. Ich glaube darum diese Thatsache mit Eckhard[2]) und Külz[3]) lediglich als „Reizungsdiabetes", vielleicht auch als blosse Folge der Fesselung und des operativen Eingriffs nebst Narkose u. s. w. erklären zu dürfen. Soweit eine Andeutung von Zuckergehalt auch in späterer Zeit vorhanden war, darf man vielleicht auch für die Leberfunktion an eine „regulirende" Wirkung des Vagus denken, entsprechend seinen Beziehungen zu den übrigen wichtigen Organen, zu deren Thätigkeit dieser Nerv an sich nicht nöthig ist, während sein Ausfall doch zu Störungen derselben führt, welche früher oder später tödtlich werden. Der Mechanismus dieser „Regulirung" allerdings, welcher für Herz und Athmung noch Gegenstand so lebhafter Diskussionen ist, bedarf für die andern Organe sicher erst recht noch der Aufklärung.

Erklärung der Figuren auf Tafel II und III.

Tafel II.

Fig. 1. Kaninchen, Athemvolumschreiber; linker Vagus intakt; centraler Stumpf des durchschnittenen rechten absteigend durchströmt; 3 Grenets ohne Nebenschliessung.

---

1) Du Bois' Arch. 1889. S. 549—556; Centralbl. f. Physiol. III. 1—10.
2) Beiträge zur Physiol. IV. S. 1 ff.
3) Pflüger's Arch. XXIV. S. 97—114.

Fig. 2. Anderes Kaninchen; beide Vagi durchschnitten; absteigende Durchströmung des rechten centralen Stumpfes wie oben.

Fig. 3. Anderes Kaninchen; beide Vagi durchschnitten; derselbe Versuch wie Fig. 2.

Fig. 4. Kaninchen von Fig. 1; linker Vagus intakt; rechter centraler Stumpf aufsteigend durchströmt, inspiratorische Wirkung der Stromöffnung.

Fig. 5 und 6. Kaninchen von Fig. 2; beide Vagi durchschnitten; derselbe Versuch wie Fig. 4.

Fig. 7. Anderes Kaninchen; beide Vagi durchschnitten; Reizung des centralen Stumpfes des rechten mit v. Uexküll's Tetanomotor.

Fig. 8. Anderes Kaninchen; linker Vagus intakt, centrales Ende des rechten gezerrt.

Fig. 9. Kleiner Hund, Athmung gleichzeitig registrirt mit Knoll's Vorrichtung (obere Kurve, Inspirationszacken oben) und mit einem grossen, 4 $^1/_2$ Liter fassenden Athemvolumschreiber (untere Kurve, Inspirationszacken unten). a) normale Athmung; b) bei + Durchfrierung des zweiten Vagus, c) bei 0 Wiederaufthauung desselben.

Fig. 10. Kaninchen, Athemvolumschreiber; $^1/_2$ Stunde nach Durchschneidung beider Vagi. a) Einleitung von „Rohrdyspnoë". b) nach längerer Dauer derselben.

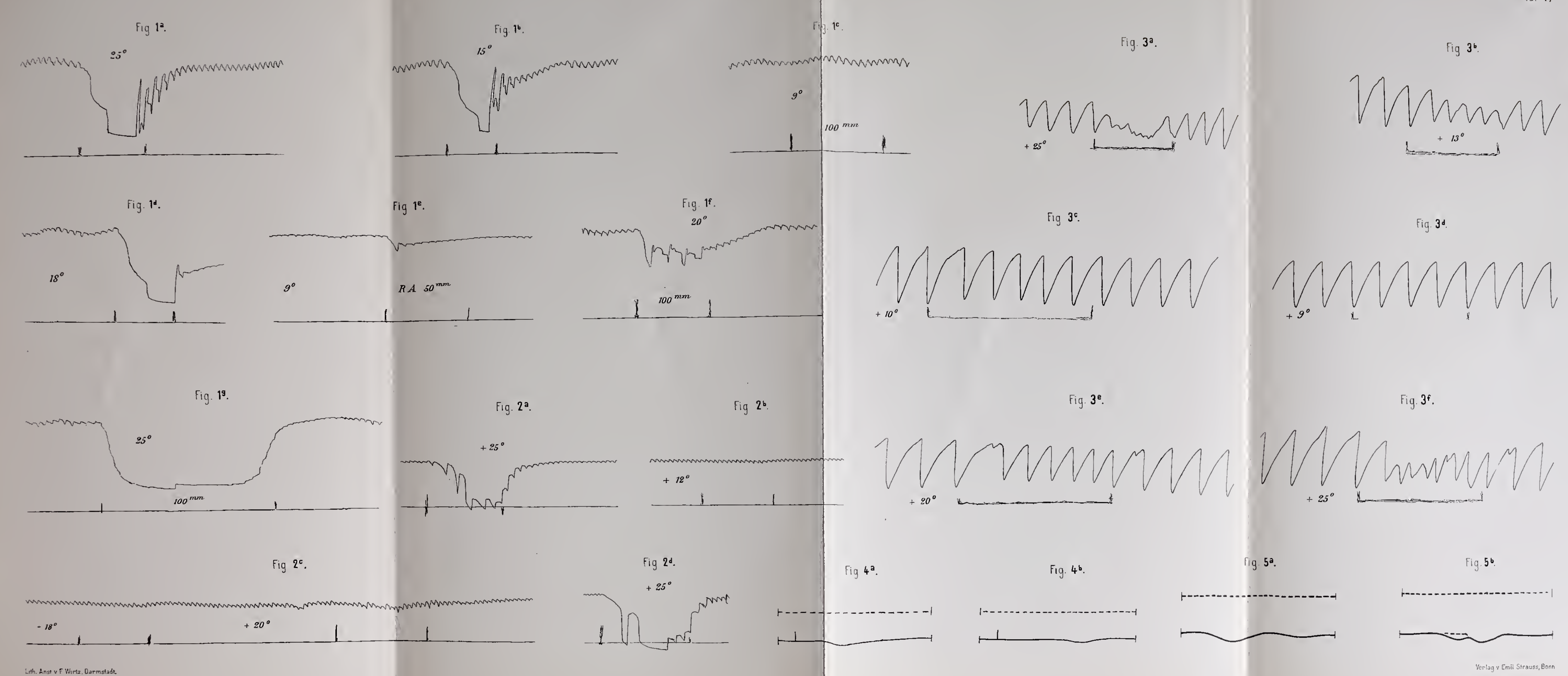
Tafel III.

Fig. 11. Hund, männlich, von 6 kg Körpergewicht. Rechter Vagus unterhalb des Recurrens durchschnitten. a) normale Athmung (Knoll's Vorrichtung); b) bei + Durchschneidung des linken Vagus oben am Halse, mit Schonung des abpräparirten Sympathicus. c) Athmung nach 8 Tagen, d) nach 14 Tagen, e) nach 24, f) nach 40, g) nach 50 Tagen. Tod am 56. Tage. Keine Pneumonie.

Fig. 12. Hund, weiblich, von 4,9 kg Körpergewicht. Rechter Vagus unterhalb des Recurrens durchschnitten. a) normale Athmung, b) bei + Durchschneidung des linken Vagus wie oben. c) Athmung 5 Minuten, d) eine halbe Stunde später, e) nach 4, f) nach 8, g) nach 20 Tagen. Tod am 22. Tage. Keine Pneumonie.

Fig. 13. Hund, männlich, von 5 kg Körpergewicht. Rechter Vagus unterhalb des Recurrens durchschnitten. a) Durchschneidung des linken, wie oben, bei +. b) Athmung 10 Minuten, c) 3 Tage später. In der Nacht vom 3. zum 4. Tage Tod. Pneumonie.





Lith. Anst. v. F. Wirtz, Darmstadt.

Verlag v. Emil Strauss, Bonn



Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9ª.

Fig. 9ᵇ.

Fig. 9ᶜ.

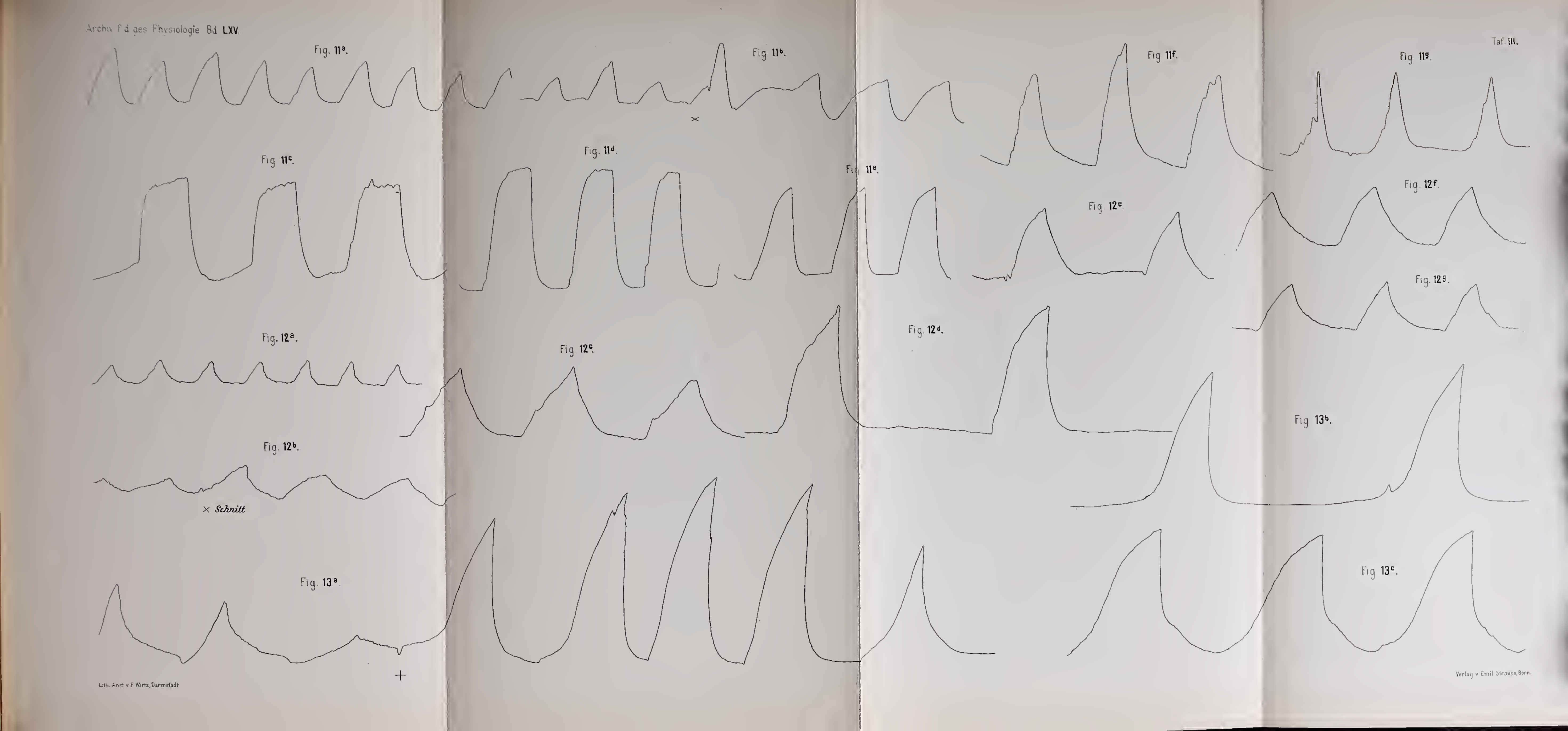
Fig. 10ª.

Fig. 10ᵇ.

Lith. Anst. v. F. Wirtz, Darmstadt.

Verlag v. Emil Strauss, Bonn.





Lith. Anst. v. F. Wirtz, Darmstadt

Verlag v. Emil Strauss, Bonn.

